ISSN 0181-0642

BULLETIN du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION TRIMESTRIELLE

SECTION C

sciences de la terre

paléontologie

géologie

minéralogie

4e SÉRIE T. 12 1990 N° 2

Avril-Juin 1990

BULLETIN

du

MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

57, rue Cuvier, 75005 Paris

Directeur : Professeur Ph. TAQUET

Section C : SCIENCES DE LA TERRE

Directeur : L. GINSBURG.
Rédactrice : P. DUPÉRIER.
Comité scientifique : J. AUBOUIN (Paris), R. G. C. BATHURST (Liverpool), W. H. BERGER (La Jolla), Y. COPPENS (Paris), B. COX (Londres), D. S. CRONAN (Londres), J. FABRIÈS (Paris), H. DE LUMLEY (Paris), W. R. RIEDEL (La Jolla).
Un Comité de lecture examine tous les manuscrits reçus et nomme des rapporteurs.

Fondé en 1895, le *Bulletin du Muséum d'Histoire naturelle* est devenu à partir de 1907 : *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*. Des travaux originaux relatifs aux diverses disciplines scientifiques représentées au Muséum y sont publiés. Il s'agit essentiellement d'études de Systématique portant sur les collections conservées dans ses laboratoires, mais la revue est également ouverte, depuis 1970 surtout, à des articles portant sur d'autres aspects de la Science : biologie, écologie, etc.

La *1re série* (années 1895 à 1928) comprend un tome par an (t. 1 à 34), divisé chacun en fascicules regroupant divers articles.

La *2e série* (années 1929 à 1970) a la même présentation : un tome (t. 1 à 42), six fascicules par an.

La *3e série* (années 1971 à 1978) est également bimestrielle. Le *Bulletin* est alors divisé en cinq Sections et les articles paraissent par fascicules séparés (sauf pour l'année 1978 où ils ont été regroupés par fascicules bimestriels). Durant ces années chaque fascicule est numéroté à la suite (nos 1 à 522), ainsi qu'à l'intérieur de chaque Section, soit : Zoologie, nos 1 à 356 ; Sciences de la Terre, nos 1 à 70 ; Botanique, nos 1 à 35 ; Écologie générale, nos 1 à 42 ; Sciences physico-chimiques, nos 1 à 19.

La *4e série* débute avec l'année 1979. Le *Bulletin* est divisé en trois Sections : A : Zoologie, biologie et écologie animales ; B : Botanique, biologie et écologie végétales, phytochimie (fusionnée à partir de 1981 avec la revue *Adansonia*) ; C : Sciences de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie. La revue est trimestrielle ; les articles sont regroupés en quatre numéros par an pour chacune des Sections ; un tome annuel réunit les trois Sections.

S'adresser :

— pour les **échanges**, à la Bibliothèque centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 40-79-36-41.
— pour les **abonnements et achats au numéro**, au Service de vente des Publications du Muséum, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 40-79-37-01. C.C.P. Paris 9062-62.
— pour tout ce qui concerne la **rédaction**, au Secrétariat du Bulletin, 57, rue Cuvier, 75005 Paris, tél. 40-79-34-38.

Abonnements pour l'année 1990 (Prix h.t.)

ABONNEMENT GÉNÉRAL : 1 600 F.
SECTION A : Zoologie, biologie et écologie animales : 920 F.
SECTION B : Botanique, *Adansonia* : 430 F.
SECTION C : Science de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie : 430 F.

Numéro d'inscription à la Commission paritaire des publications et agences de presse : 1405 AD

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
4e série, **12**, 1990, section C (Sciences de la Terre, Paléontologie, Géologie, Minéralogie), n° 2

SOMMAIRE — *CONTENTS*

M. AUGÉ. — La faune de Lézards et d'Amphisbaenes de l'Éocène inférieur de Condé-en-Brie (France) 111

Lacertilia and Amphisbaenia from the early Eocene of Condé-en-Brie (France).

TONG-DZUY Thanh et Ph. JANVIER. — Les Vertébrés du Dévonien inférieur du Bac Bo oriental (provinces de Bac Thaï et Lang Son, Viêt Nam) 143

The Lower Devonian vertebrates of the eastern Bac Bo (Bac Thai and Lang Son Provinces).

D. HEYLER et C. POPLIN. — Les Vertébrés autuniens de Buxières-les-Mines (Allier, France) 225

The Autunian Vertebrates from Buxières-les-Mines (Allier, France).

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **12**, 1990,
section C, n° 2 : 111-141.

La faune de Lézards et d'Amphisbaenes de l'Éocène inférieur de Condé-en-Brie (France)

par Marc AUGÉ

Résumé. — Les faunes de Lacertilia et d'Amphisbaenia de l'Éocène inférieur de Condé-en-Brie (est du Bassin de Paris) sont décrites pour la première fois. Ce gisement a fourni une nouvelle espèce d'Iguanidé et un ensemble de lézards (Agamidae, Gekkonidae, Lacertidae, Anguidae, Varanidae, Necrosauridae) déjà connus, soit dans les premiers niveaux de l'Éocène européen (gisement de Dormaal, Belgique), soit dans des niveaux plus récents de l'Éocène moyen (Geiseltal, Allemagne de l'Est) ou même de l'Éocène supérieur (Phosphorites du Quercy). L'étude de cette faune de lézards permet de dresser une première esquisse de l'évolution des Lacertilia durant l'Éocène européen.

Abstract. — Condé-en-Brie, a French locality of early Eocene age (Avenay standard level) has yielded a rather diverse lacertilian and amphisbaenian fauna. Lacertilians include a new iguanid species referred to *Geiseltaliellus* and lizards (Agamidae, Gekkonidae, Lacertidae, Anguidae, Varanidae, Necrosauridae) previously known either from the early Eocene (Dormaal, Belgium) or from the middle Eocene (Geiseltal, DDR), and even from the late Eocene (Phosphorites du Quercy, France). This study allows to infer a provisional outline of the lacertilian evolution in Western Europe during Eocene times.

Key words. — Lacertilia, Amphisbaenia, Eocene, Iguanidae.

M. AUGÉ, *Laboratoire de Paléontologie des Vertébrés et de Paléontologie humaine, Université P. et M. Curie (Paris VI), 4, place Jussieu, 75252 Paris cedex 05.*

INTRODUCTION

Le gisement de Condé-en-Brie (Aisne, France) a livré une herpétofaune assez variée n'ayant jamais été décrite. Stratigraphiquement il se situe dans l'Éocène inférieur, certainement dans le Cuisien moyen (LOUIS et LAURAIN, 1983; RUSSELL *et al.*, 1982). Les mêmes auteurs considèrent sa faune comme plus récente que celle d'Avenay et plus ancienne que celle des gisements des sables à Unio et Térédines (Grauves, etc.). SCHMIDT-KITTLER *et al.* (1987) placent Condé-en-Brie dans le niveau standard d'Avenay. L'ensemble des lézards constitue un jalon important entre les faunes de Lacertilia du début de l'Éocène inférieur, notamment celles de Dormaal (Belgique, niveau standard de Dormaal, MP7, d'après SCHMIDT-KITTLER, 1987) et les faunes plus jeunes, celles de la fin du Cuisien (Grauves, niveau standard de Grauves, MP10) et de l'Éocène moyen du Geiseltal en Allemagne de l'Est (niveau standard du Geiseltal Untere Mittelkohle, MP12), seule faune de Squamates de l'Éocène moyen vraiment connue en Europe. LOUIS (1966) a donné une première description des fossiles de Condé-en-Brie, essentiellement consacrée aux mammifères, puis LOUIS et LAURAIN (1983) ont entrepris une

étude sédimentologique des sables du niveau fossilifère (falun coquillier d'après LOUIS, 1966 et sables jaunes fossilifères de LOUIS et LAURAIN, 1983) et des niveaux sus-jacents.

Le gisement de Condé-en-Brie a aussi livré une faune de mollusques (LOUIS, 1966) qui indiquent des eaux douces ou fortement dessalées, en tout cas des apports terrestres; les poissons eux aussi montrent un mélange de formes marines, d'eau douce et d'eau saumâtre. Ces associations sont typiques de presque tous les gisements de l'Éocène inférieur de la région et selon LOUIS et LAURAIN (1983) c'est tout un ensemble de gisements du Cuisien, situés entre Épernay et Château-Thierry (Brasles, Gland, Saint-Agnan, gisements des marnes à Unio et Térédines, Avenay) qui, bien que n'ayant pas exactement le même âge, auraient la même origine fluvio-estuarienne, notion à relier à celle du « fleuve oriental » de FEUGUEUR (1963) qui étudia l'Yprésien des environs de Condé-en-Brie. Selon RUSSELL *et al.* (1982), d'autres travaux sont requis pour éclaircir les conditions de formation du gisement de Condé-en-Brie. Jusqu'ici seuls les mammifères ont fait l'objet d'études de détail, pourtant les ichtyofaunes et les faunes de Mollusques pourraient se révéler fort instructives car elles seules sont autochtones et donc révélatrices des milieux qui les abritent. L'objet de cet article sera simplement l'étude des Lacertilia et des Amphisbaenia du gisement de Condé-en-Brie, le reste des herpétofaunes devant être examiné prochainement.

J'ai inclus dans l'étude de deux familles de Lacertilia (Iguanidae et Agamidae) du matériel issu de gisements géographiquement et stratigraphiquement proches de Condé-en-Brie : Avenay et Grauves pour les Iguanidae, Avenay, Mutigny et Sézanne pour les Agamidae. En effet, la prise en compte du seul matériel de Condé-en-Brie n'aurait pas permis l'étude de ces deux familles qui, sans cela, aurait été reportée à plus tard.

Les termes utilisés, notamment dans la description du dentaire, ont été établis par FEJERVARY-LANGH (1923), repris par ROČEK (1984) et j'ai donné une figure (AUGÉ, 1987) permettant de localiser la position des structures décrites.

LISTE FAUNIQUE

LACERTILIA Owen, 1842

IGUANIDAE* Gray, 1827
Geiseltaliellus Kuhn, 1944
Geiseltaliellus louisi nov. sp.

AGAMIDAE Gray, 1827
Tinosaurus Marsh, 1872
Tinosaurus sp.

GEKKONIDAE Gray, 1825
Gekkonidé indéterminé

LACERTIDAE Bonaparte, 1831
Plesiolacerta Hoffstetter, 1942
Plesiolacerta aff. *Pl. lydekkeri* Hoffstetter, 1942

ANGUIDAE Gray, 1825
Glyptosaurinae Marsh, 1872
Glyptosaurini Sullivan, 1979
Placosaurus Gervais, 1848
Placosaurus quercyi Filhol, 1882
Placosaurus sp.
Melanosaurini Sullivan, 1979
Melanosaurini indéterminé
Glyptosauriné indéterminé
Anguinae Gray, 1825
cf. *Anguis* Linnaeus, 1758
cf. « *Ophisaurus* » Daudin, 1803
Anguidé indéterminé

VARANIDAE Gray, 1827
Saniwa Leidy, 1870
Saniwa sp.

NECROSAURIDAE Hoffstetter, 1943
Necrosaurus Filhol, 1876
Necrosaurus sp.

AMPHISBAENIA Gray, 1844

AMPHISBAENIDAE Gray, 1865
Amphisbaenidé indéterminé

SYSTÉMATIQUE

LACERTILIA Owen, 1842

IGUANIDAE* Gray, 1827

GEISELTALIELLUS Kuhn, 1944

Geiseltaliellus louisi nov. sp.

HOLOTYPE : Un dentaire droit incomplet, n° CB 16436, fig. 1.

LOCALITÉ-TYPE : Condé-en-Brie, Aisne, France.

AGE : Niveau standard d'Avenay (MP8 + 9), Cuisien, Éocène inférieur.

DERIVATIO NOMINIS : De M. Pierre LOUIS qui a, le premier, trouvé et étudié ce gisement.

RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE ET STRATIGRAPHIQUE : Est du Bassin de Paris, du niveau repère d'Avenay à celui de Grauves.

DIAGNOSE : Le dentaire porte des dents nettement tricuspides, de forme cylindrique, quelquefois droites, parfois légèrement courbées postérieurement. Le bord ventral du dentaire est horizontal, le *sulcus Meckeli* est long, étroit, bien qu'il ne se referme pas avant la symphyse. Cette espèce se différencie de *Geiseltaliellus longicaudus* Kuhn, 1944 (Éocène moyen, Geiseltal, Allemagne de l'Est) par sa lame horizontale plus mince et dont le bord interne est plus arrondi, par les cuspides de ses dents qui paraissent plus accusées et le *sulcus Meckeli* qui reste toujours ouvert jusque la symphyse.

MATÉRIEL : **Condé-en-Brie**, holotype (n° CB 16436). **Avenay**, un dentaire droit incomplet (n° AV 16462) et deux fragments de dentaire (n° AV 16463). **Grauves**, un fragment de dentaire (n° GR 16465).

DESCRIPTION

Les dentaires (fig. 1) appartiennent à un lézard de petite taille, dont la longueur du museau au cloaque pouvait atteindre 10 cm. Labialement on compte respectivement six et huit foramens labiaux sur les deux spécimens les mieux conservés; ils sont situés approximativement à mi-hauteur du dentaire. La face labiale est nettement convexe vers l'extérieur (en coupe verticale) et son bord dorsal (crête dentaire) est très irrégulier, des dépressions notables se situant entre les dents (surtout sur l'holotype). Par contre, le bord ventral du dentaire est droit sur presque toute la longueur conservée, il se relève doucement dans la région de la symphyse. En vue linguale le *sulcus Meckeli* est étroit, ses marges supérieure et inférieure convergent régulièrement de l'arrière vers l'avant; elles se soudent un peu avant la symphyse. La partie ventrale du dentaire se replie légèrement vers l'intérieur mais, malgré cela, le *sulcus Meckeli* reste toujours du côté ventral. La lame horizontale forme un rebord arrondi au-dessus du *sulcus Meckeli*. Elle est un peu plus épaisse à l'avant qu'à l'arrière, presque droite et

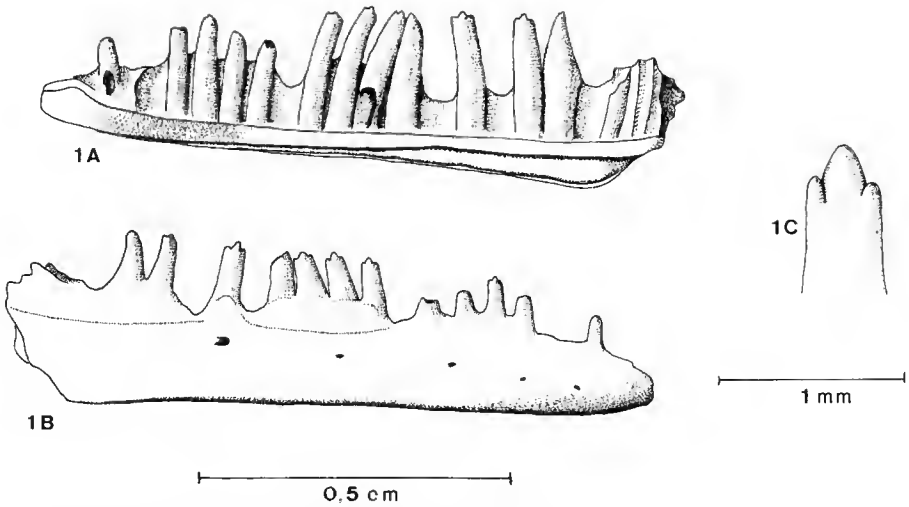


FIG. 1. — *Geiseltalielius louisi* nov. sp., dentaire droit, holotype, MNHN, n° CB 16436, Condé-en-Brie, Éocène inférieur : 1A, face linguale; 1B, face labiale; 1C, une dent, détail de l'apex.

horizontale depuis la symphyse jusqu'à la douzième position dentaire puis se relève ensuite légèrement. Le plateau dentaire forme une surface horizontale bien développée au fond de laquelle s'implantent les bases dentaires. La surface alvéolaire forme un angle de près de 90° avec le plateau dentaire, elle est étonnamment peu haute sur le spécimen de Condé-en-Brie. Vingt-deux emplacements dentaires sont visibles sur le fossile d'Avenay et la rangée dentaire y est probablement complète (l'holotype ne montre que seize dents mais il manque la partie postérieure de la rangée dentaire). Les dents antérieures sont de taille un peu plus faible que les dents postérieures. Toutes les dents sont pleurodontes, leur inclinaison est variable mais de direction générale postérieure. Elles ont une forme cylindrique, grêle, certaines sont légèrement courbées vers l'arrière ce qui contribue aux différences d'inclinaison de la dentition. Les dents s'aplatissent linguo-labialement près du sommet. Quelques-unes présentent un très léger rétrécissement juste sous l'apex. Les dents les mieux conservées montrent trois cuspides, la cuspide centrale étant la plus forte; elle se termine par une pointe mousse (fig. 1c). L'apex des premières dents n'est conservé sur aucun des dentaires, aussi on ne peut savoir s'il existait des cuspides. Un des caractères les plus marquants de ces dents est leur grande élévation au-dessus de la crête dentaire (certaines dents la dépassent sur deux tiers de leur hauteur sur le spécimen de Condé-en-Brie).

DISCUSSION

En première approche ce dentaire ne présente pas de caractères diagnostiques qui permettent de l'attribuer sans hésitation à une famille de Lacertilia plutôt qu'à une autre. La présence de cuspides bien développées sur les dents peut donner une indication, mais

nombreuses sont les familles de Lacertilia possédant de telles cuspides : Iguanidae*, Teiidae, Lacertidae, Scincidae et, dans une moindre mesure, Cordylidae. Chez les Teiidae et les Lacertidae le bord ventral du dentaire et les bords du *sulcus Meckeli* sont toujours fortement incurvés et le fossile de Condé-en-Brie ne peut appartenir à l'une de ces familles. Chez les Scincidae le *sulcus Meckeli* se referme souvent très tôt (au niveau de la dixième dent comptée à partir de l'avant chez *Egernia* par exemple), les dents sont toujours régulièrement inclinées et elles se projettent au maximum sur un tiers de leur hauteur au-dessus de la crête dentaire. Le bord ventral du dentaire est courbe le plus souvent. C'est pour toutes ces raisons qu'il faut écarter une parenté avec les Scincidae. Par contre, le bord ventral rectiligne du dentaire, le *sulcus Meckeli* étroit et bordé par deux marges presque parallèles peuvent évoquer les Cordylidae. Mais chez cette famille les cuspides des dents, quand elles existent, ne sont pas aussi marquées que celles des *Geiseltaliellus*, les dents sont régulièrement inclinées et se projettent beaucoup moins haut au-dessus de la crête dentaire. C'est pourquoi une parenté avec les Cordylidae n'est pas retenue. Restent les Iguanidae* ; chez cette famille le dentaire est souvent refermé en un tube sur le *sulcus Meckeli*, mais ce n'est pas une règle générale. PREGILL (1981) rappelle que chez un groupe d'Iguanidae* (les Sceloporinae) le *sulcus Meckeli* est soit ouvert, soit incomplètement refermé. ETHERIDGE (1964) signale, dans son étude des Sceloporinae, que les bords supérieur et inférieur du *sulcus Meckeli* sont souvent en contact (sans vraie soudure) chez ces lézards. C'est aussi le cas chez d'autres Iguanes, *Chalarodon madagascariensis* et *Oplura sebae* par exemple, membres des Iguaninae (AVERY et TANNER, 1971). Pourtant il faut avouer que chez ces lézards actuels le *sulcus Meckeli* n'est pas entièrement conforme à ce que l'on observe sur les fossiles décrits, notamment il ne s'ouvre jamais vers le bas. On peut même trouver des genres chez lesquels certaines espèces ont un *sulcus Meckeli* pratiquement fermé (*Leiocephalus partitus*) alors que chez d'autres (*Leiocephalus apertosulcus*) il reste ouvert (PREGILL, 1981). D'ailleurs la figure donnée par ETHERIDGE (1965) pour *Leiocephalus apertosulcus*, reprise dans ESTES (1983), montre d'assez grandes analogies avec le fossile décrit. D'autre part, on trouve de nombreux Iguanidae* à dents tricuspides dont l'apex est semblable à celui des dents de *Geiseltaliellus louisi*, mais chez eux les dents ne se projettent pas aussi fortement au-dessus de la crête dentaire et ne s'inclinent pas aussi irrégulièrement que chez ce fossile. Il ressort de cette discussion qu'il est très difficile de trouver des caractères diagnostiques de la famille des Iguanidae* sur le seul os dentaire et d'ailleurs sur le reste du squelette aussi, puisque ESTES *et al.* (1988) pensent qu'il s'agit d'un métataxon. KLUGE (1989) a récemment commenté ce terme (métaspecies et métataxon) à propos des Iguanidae*. MISHLER et BRANDON (1987) définissent un métataxon comme un taxon dont on ne sait s'il est monophylétique ou paraphylétique. ESTES *et al.* (1988) notent Iguanidae* avec un astérisque pour montrer qu'il s'agit d'un métataxon. J'ai suivi leur proposition mais KLUGE (1989) suggère de revenir à une convention déjà définie par WILEY (1981), c'est-à-dire de faire suivre les métataxons de *sedis mutantis*.

Pourtant aucun des traits morphologiques décrits chez *Geiseltaliellus louisi* ne s'oppose à une attribution aux Iguanidae* et comme, d'autre part, l'ensemble des caractères observés ne peut s'accorder à aucune autre famille de lézards *G. louisi* est attribué aux Iguanidae*. Le même type de raisonnement par défaut a déjà conduit ESTES (1983) à inclure une forme de l'Éocène moyen du Geiseltal (Allemagne de l'Est), *G. longicaudus*, dans les Iguanidae*. C'est d'ailleurs avec cette espèce que les dentaires décrits montrent le plus d'affinités. L'holotype de *Geiseltaliellus longicaudus* (KUHN, 1944, Taf. 19, fig. 1a-c) est un spécimen complet du

Geiseltal. D'autres squelettes complets et un crâne, initialement attribués à *Capitolacerta dubia* par KUHN, 1944 (Taf. 19, fig. 4-5; Taf. 20, fig. 5) sont reconnus comme appartenant à *G. longicaudus* par ESTES (1983) qui met les deux espèces en synonymie. HOFFSTETTER (1955) a mis en doute l'attribution aux Iguanidae* mais ESTES (1983), qui reconnaît qu'il n'existe pas de caractère dérivé montrant que *G. longicaudus* est un Iguanidé*, le place tout de même dans cette famille car il ne peut appartenir à aucun autre taxon. HAUBOLD (1977) fait de *G. longicaudus* un Lacertidé mais ESTES (1983) montre justement que cela ne peut être le cas.

Les figures données par HAUBOLD (1977, Taf. CLXVIII, fig. 1-5) exposent parfaitement les fortes ressemblances morphologiques existant entre *G. longicaudus* et *G. louisi*. Les dents de *G. longicaudus* sont tricuspides, cylindriques, implantées au fond du plateau dentaire, leur inclinaison bien que de direction générale postérieure est relativement variable et elles dépassent fortement la crête dentaire. Le maxillaire de *G. longicaudus* figuré par KUHN (1944, Taf. 19, fig. 1b), bien que l'illustration soit assez peu lisible, montre aussi la ressemblance entre les dents des deux espèces. Le nombre des dents est lui aussi assez proche. ESTES (1983) signale plus de vingt dents chez *Geiseltaliellus longicaudus* et on compte vingt-deux emplacements dentaires sur le spécimen d'Avenay. Les similitudes ne s'arrêtent pas à la dentition, la forme générale du dentaire est la même chez les deux espèces, avec notamment un bord ventral rectiligne, horizontal; la morphologie de la lame horizontale, du plateau dentaire, du *sulcus Meckeli* étroit et allongé est aussi très proche. C'est pourquoi j'attribue l'espèce de Condé-en-Brie au genre *Geiseltaliellus* (tabl. I).

TABLEAU I. — Similitudes et différences entre *Geiseltaliellus longicaudus* et *G. louisi*.

Geiseltaliellus longicaudus	*Geiseltaliellus louisi*
Plus de vingt dents sur le dentaire	Vingt-deux dents sur le dentaire
Apex des dents tricuspide	*Idem*
Dents cylindriques, implantées au fond du plateau dentaire	*Idem*
Inclinaison des dents variable; elles dépassent beaucoup la crête dentaire	*Idem*
Bord ventral du dentaire rectiligne	*Idem*
Sulcus Meckeli étroit et allongé	*Idem*
Lame horizontale au bord épais et peu arrondi	Lame horizontale au bord arrondi et peu épais
Les bords du *sulcus Meckeli* se rejoignent en un point avant la symphyse	Les bords du *sulcus Meckeli* ne se rejoignent pas avant la symphyse
Cuspides des dents peu accusées	Cuspides des dents assez fortes
Taille plus faible (6 cm museau au cloaque)	Taille plus importante (10 cm museau au cloaque)

Les seules différences perceptibles entre les deux espèces concernent la lame horizontale dont le bord labial est plus large et moins arrondi chez *G. longicaudus*, le *sulcus Meckeli* dont les bords se rejoignent en un point chez *G. longicaudus* (ESTES, 1983, fig. 8E) alors qu'il reste complètement ouvert jusqu'à la symphyse chez *G. louisi*, les cuspides des dents qui semblent moins accusées chez *G. longicaudus*. *G. louisi* paraît aussi être de plus grande taille que l'espèce du Geiseltal. Ces différences m'ont paru suffisantes pour établir une espèce nouvelle.

AGAMIDAE Gray, 1827

TINOSAURUS Marsh, 1872

Tinosaurus sp.

MATÉRIEL : Durant cette étude j'ai pu examiner des fossiles d'Agamidae de gisements stratigraphiquement et géographiquement voisins de Condé-en-Brie (Avenay, Mutigny, Sézanne). Une liste est donnée pour chaque gisement et comme ces fossiles appartiennent clairement à la même espèce, la description qui va suivre intégrera le matériel de Condé-en-Brie et celui des gisements voisins. **Condé-en-Brie**, deux dentaires incomplets (n^{os} CB 16437, CB 16438) et un maxillaire droit incomplet (n° CB 16439). **Avenay**, un dentaire gauche incomplet (n° AV 16464). **Mutigny**, un maxillaire droit incomplet (n° MU 16466). **Sézanne**, un fragment de maxillaire (n° SZ 16467).

DESCRIPTION

Dentaires (fig. 2-3) : L'examen des dentaires de Condé-en-Brie et d'Avenay permet de se faire une idée assez précise de l'os complet. Le dentaire est de petite taille, sa forme est grêle, effilée, le bord ventral est droit. En vue labiale la face externe de l'os est verticale à l'avant, plus arrondie (convexe vers l'extérieur) à l'arrière, surtout dans sa partie basale qui est séparée de la partie supérieure par une arête peu marquée. Curieusement on compte un seul foramen labial ; il s'ouvre dans la partie antérieure de l'os, à mi-hauteur, sous la deuxième dent à partir de l'avant. Ensuite on ne distingue plus que deux ébauches de foramens qui sont plutôt de légères dépressions à la surface de l'os. Des faces d'usure dues à l'occlusion avec les dents du maxillaire apparaissent sur la partie supérieure de l'os, surtout entre les dents postérieures. En vue linguale la rangée dentaire est implantée au-dessus d'un plateau dentaire bien marqué, horizontal, qui se prolonge jusque sous la dernière dent. Cette situation est bien différente de celle des autres Agamidae chez qui ce plateau dentaire s'efface complètement, la rangée dentaire et la face linguale du dentaire étant sur la même verticale. On peut aussi décrire chez *Tinosaurus* une lame horizontale qui surplombe le *sulcus Meckeli* lequel va en se rétrécissant légèrement vers l'avant où il passe sur la face ventrale de l'os (c'est aussi le cas chez les Agamidae actuels). La lame horizontale se termine par un biseau à l'arrière, qui pourrait correspondre au contact avec un des os post-dentaires, le splénial éventuellement (signalons toutefois qu'aucune face de contact n'est visible sur la partie ventrale du dentaire, donc la présence d'un splénial est loin d'être assurée). La dentition présente les caractères les plus remarquables de l'os. Le nombre total des dents est inconnu, faute d'un dentaire complet. Sur le spécimen d'Avenay, à l'avant, il y a quatre bases dentaires à implantation pleurodonte. D'après ce que l'on peut supposer ces dents étaient caniniformes (voir aussi le maxillaire), la dernière étant la plus grande. Ensuite commence la série des dents acrodontes qui sont de plus en plus grandes vers l'arrière. La première (vers l'avant) est unicuspide, les suivantes tricuspides, avec un triangle à pointe mousse. Chacune de ces dents est large (antéro-postérieurement) ; leur face linguale, comme leur face labiale, est bombée, avec de petites dépressions latérales isolant les deux cuspides latérales. Ces dents sont jointives ou séparées par un espace qui n'excède pas un cinquième de la largeur d'une dent. L'implantation des dernières

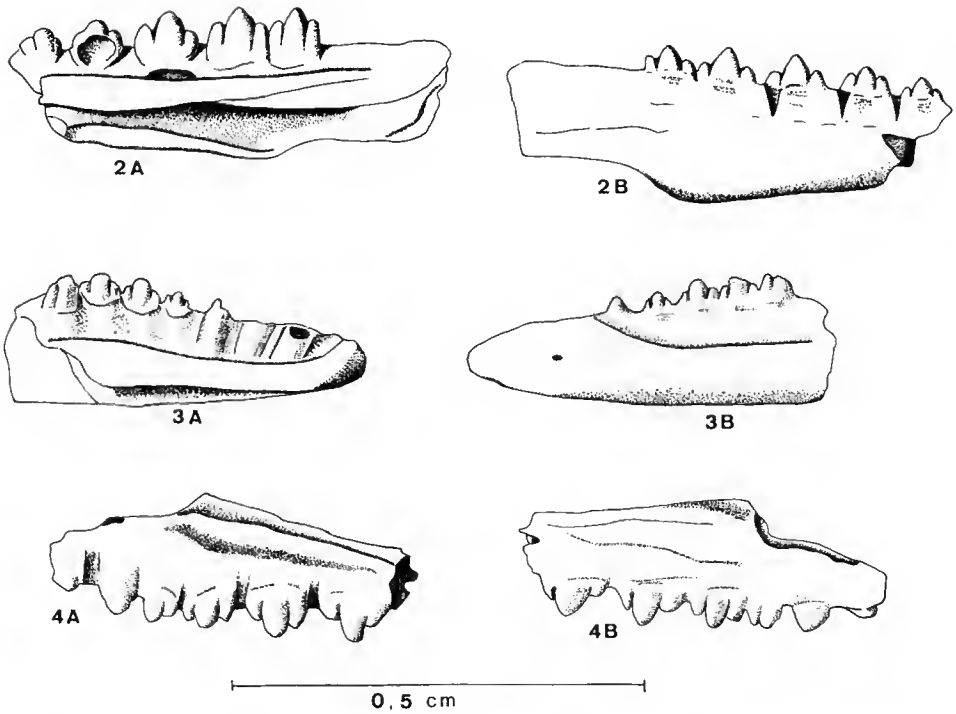


Fig. 2-4. — *Tinosaurus* sp. : 2, dentaire droit, MNHN, n° CB 16437, Condé-en-Brie, Éocène inférieur (2A, face linguale ; 2B, face labiale) : 3, dentaire gauche, MNHN, n° AV 16464, Avenay, Éocène inférieur (3A, face linguale ; 3B, face labiale) ; 4, maxillaire droit, MNHN, n° MU 16466, Mutigny, Éocène inférieur (4A, face linguale ; 4B, face labiale).

dents mérite d'être décrite : leur base est beaucoup plus développée du côté lingual que du côté labial, bien qu'elle ne soit pas fixée directement sur le plateau dentaire. A leur sujet il serait donc abusif de continuer à utiliser le terme acrodonte et, faute de mieux, il conviendrait de parler d'un type « pleuro-acrodonte » qui est tout à fait inconnu chez les Agamidae actuels (Moody et Roček, 1980, signalent cependant chez les Agamidae que les bases dentaires sont un peu plus développées vers le bord lingual que chez les Chamaeleonidae). L'usure des dents paraît surtout porter sur leur face labiale, les cuspides latérales étant les plus usées. Comme les dernières dents (spécimens de Condé-en-Brie) sont les moins usées et que la dernière dent ne l'est pas du tout, on peut supposer que de nouvelles dents apparaissent régulièrement à l'arrière de la rangée dentaire. D'autre part, on ne voit aucune trace de remplacement pour les dents acrodontes.

Maxillaire (fig. 4) : Les restes disponibles sont trop fragmentaires pour que l'on puisse décrire l'ensemble de l'os et seule la partie antérieure, amputée de son extrémité, est connue (spécimen de Mutigny). En vue labiale, la partie antérieure du maxillaire est peu élevée, elle se

relève vers l'avant, certainement pour contacter le prémaxillaire. Il existe au moins deux foramens maxillaires. En vue linguale, la rangée dentaire est surplombée par une barre horizontale, importante au niveau des dents antérieures et qui semble se réduire vers l'arrière. Les deux premières dents sont pleurodontes, la première est très usée, la seconde est complète, caniniforme et présente un certain aplatissement latéral. Les quatre autres dents conservées sont acrodontes, leur taille s'accroît vers l'arrière, la première d'entre elles n'a que deux cuspides, les autres en ont trois et pour le reste elles sont conformes aux dents décrites sur l'os dentaire. Par contre elles sont plus usées sur leur face linguale, les cuspides latérales étant là encore les plus atteintes.

Discussion

Deux points seront examinés : les fossiles décrits appartiennent-ils à la famille des Agamidae? Quels sont leurs rapports avec le genre *Tinosaurus*?

La présence de dents pleurodontes à l'avant des mâchoires, suivies par des dents acrodontes est un caractère d'Agamidé (Moody et Roček, 1980). Le mode d'usure des dents acrodontes (face linguale pour la mâchoire supérieure, face labiale pour la mâchoire inférieure) indique que l'occlusion dentaire permettait à ce lézard de mastiquer les aliments par un mouvement de cisaillement typique des Agamidae (Robinson, 1976). L'apparition de nouvelles dents acrodontes à l'arrière de la rangée dentaire, déduite, sur les fossiles, de l'usure de plus en plus importante des dents lorsque l'on va de l'arrière vers l'avant de la mâchoire, est aussi un caractère d'Agamidé (Cooper *et al.*, 1970). Les fossiles décrits sont donc des Agamidés, pourtant ils présentent quelques particularités, celles-ci étant plutôt des caractères primitifs par rapport à l'ensemble de la famille : j'ai déjà signalé que les dents acrodontes des fossiles étudiés ne méritaient pas pleinement ce qualificatif et que leur mode d'implantation sur la mâchoire répondrait mieux au terme de « pleuro-acrodonte » ou de « pré-acrodonte ».

D'autre part, et lié à cette implantation dentaire, on peut décrire un plateau dentaire qui n'existe pas chez les Agamidae actuels. Ces deux caractères sont donc primitifs pour un Agamidé et ils semblent constituer des termes de passage entre la morphologie dentaire commune à la grande majorité des lézards et celle, typique, des Agamidae.

J'ai inclus cette forme dans le genre *Tinosaurus* en raison de sa morphologie dentaire : présence de dents caniniformes à l'avant des mâchoires et forte triconodontie des dents acrodontes; sa présence dans l'Éocène de l'hémisphère nord s'accorde aussi avec la distribution du genre *Tinosaurus*. En tout cas les deux arguments précédents sont les seuls qui, dans l'état actuel des connaissances, permettent de définir le genre *Tinosaurus* selon Estes (1983). Mais d'autres auteurs (Hecht et Hoffstetter, 1962) ont écrit : « Les *Tinosaurus* nord-américains, celui de Mongolie et plus encore celui de Dormaal se singularisent par le fait que la triconodontie, nette ou même très accusée, n'est pas accompagnée par la différenciation de caniniformes ». Le genre *Tinosaurus* est donc pour le moins mal défini et il conviendrait d'en reprendre l'étude, notamment celle de la forme de l'Éocène inférieur de Dormaal (Belgique).

GEKKONIDAE Gray, 1825

Gekkonidé indéterminé

MATÉRIEL : **Condé-en-Brie**, un dentaire droit incomplet (n° CB 16440), deux fragments de dentaire dont l'un est de beaucoup plus petite taille que les deux autres (n° CB 16441).

DESCRIPTION

Les trois dentaires disponibles portent les caractères très reconnaissables de la famille des Gekkonidae (fig. 7) : la forme générale est grêle et allongée ; en vue linguale le *sulcus Meckeli*, d'abord ouvert postérieurement, se referme et forme un canal clos jusqu'à la symphyse. Sur l'os complet on compte quarante-cinq emplacements dentaires ; malheureusement toutes les dents ont disparu, mais les emplacements dentaires montrent quelques caractères de la dentition : les dents étaient grêles, de faible diamètre, serrées, certainement verticales. En coupe verticale la face labiale du dentaire est convexe vers l'extérieur ; il semble exister cinq foramens alvéolaires (le dentaire est abîmé au niveau de l'un d'entre eux). Un sillon bien marqué part du bord postéro-supérieur de l'os et va rejoindre l'alignement des foramens labiaux qui s'ouvrent donc à l'intérieur du sillon, lequel se prolonge jusque la symphyse.

DISCUSSION

Si l'appartenance de ce fossile à la famille des Gekkonidae ne pose aucun problème, il n'en va pas de même pour ses attributions générique et spécifique. Le sillon labial avait déjà retenu l'attention de HOFFSTETTER (1946) chez *Cadurcogekko piveteaui* (Éocène supérieur, Phosphorites du Quercy). L'examen de l'ensemble des dentaires de Gekkos des Phosphorites du Quercy a mis en évidence que ce caractère n'était pas constant pour cette espèce et qu'il variait notablement avec la taille sur les fossiles des Phosphorites (AUGÉ, 1986). On peut cependant remarquer qu'aucun de ces dentaires du Quercy ne montre un sillon labial qui s'étend depuis l'arrière jusque la symphyse, comme sur la forme de Condé-en-Brie. D'autre part, le statut de *Cadurcogekko piveteaui* n'est pas établi définitivement, puisque ESTES (1983) en fait un *nomen dubium* ; toutefois l'espèce semble devoir être revalidée après la découverte d'une pièce nouvelle, un frontal, dans les anciennes collections des Phosphorites du Quercy (AUGÉ, 1986). Il est sûr que les dentaires offrent peu, ou même pas, de caractères diagnostiques au niveau du genre chez les Gekkos. SCHLEICH (1987) a créé un genre et une espèce, *Palaeogekko risgoviensis* du Miocène moyen de l'Allemagne du Sud, sur des bases quantitatives prises, notamment, sur le dentaire et le maxillaire de ce fossile. Peut-être pourrait-on tenter la même approche pour la série des Gekkonidae de l'Éocène français ? En attendant qu'un tel travail puisse être réalisé, il n'est pas possible d'attribuer les fossiles de Condé-en-Brie avec précision à l'intérieur de la famille.

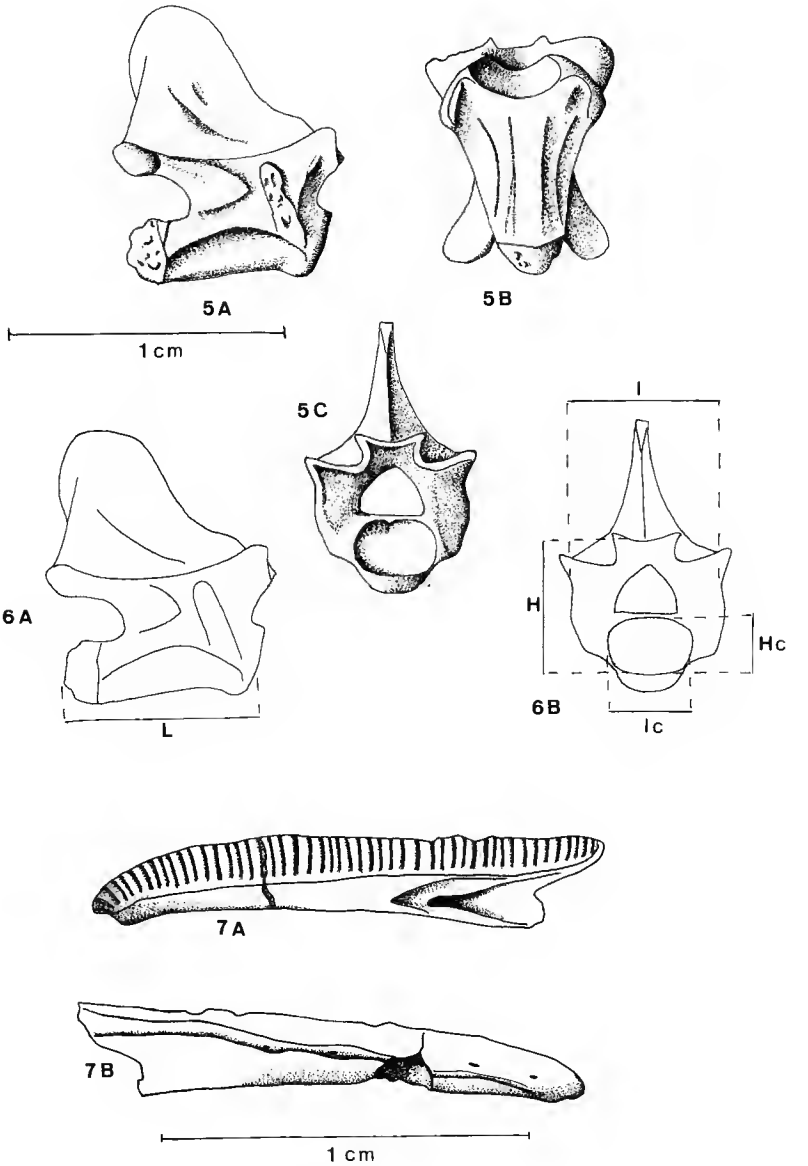


FIG. 5-7. — 5, *Plesiolacerta* aff. *Pl. lydekkeri*, vertèbre dorsale, MNHN, n° CB 16442, Condé-en-Brie, Éocène inférieur (5A, face latérale; 5B, face ventrale; 5C, face antérieure); 6, *Plesiolacerta* aff. *Pl. lydekkeri*, même vertèbre que figure 5 (L : longueur du centrum; l : largeur du centrum; H : hauteur de la vertèbre; Hc : hauteur du cotyle; lc : largeur du cotyle); 7, Gekkonidé indéterminé, dentaire droit, MNHN, n° CB 16440, Condé-en-Brie, Éocène inférieur (7A, face linguale; 7B, face labiale).

LACERTIDAE Bonaparte, 1831

PLESIOLACERTA Hoffstetter, 1942

Plesiolacerta aff. **Pl. lydekkeri** Hoffstetter, 1942

MATÉRIEL : **Condé-en-Brie**, dix vertèbres dorsales (une dorsale figurée, n° CB 16442, autres dorsales, n° CB 16443); deux vertèbres caudales, n° CB16444.

DESCRIPTION

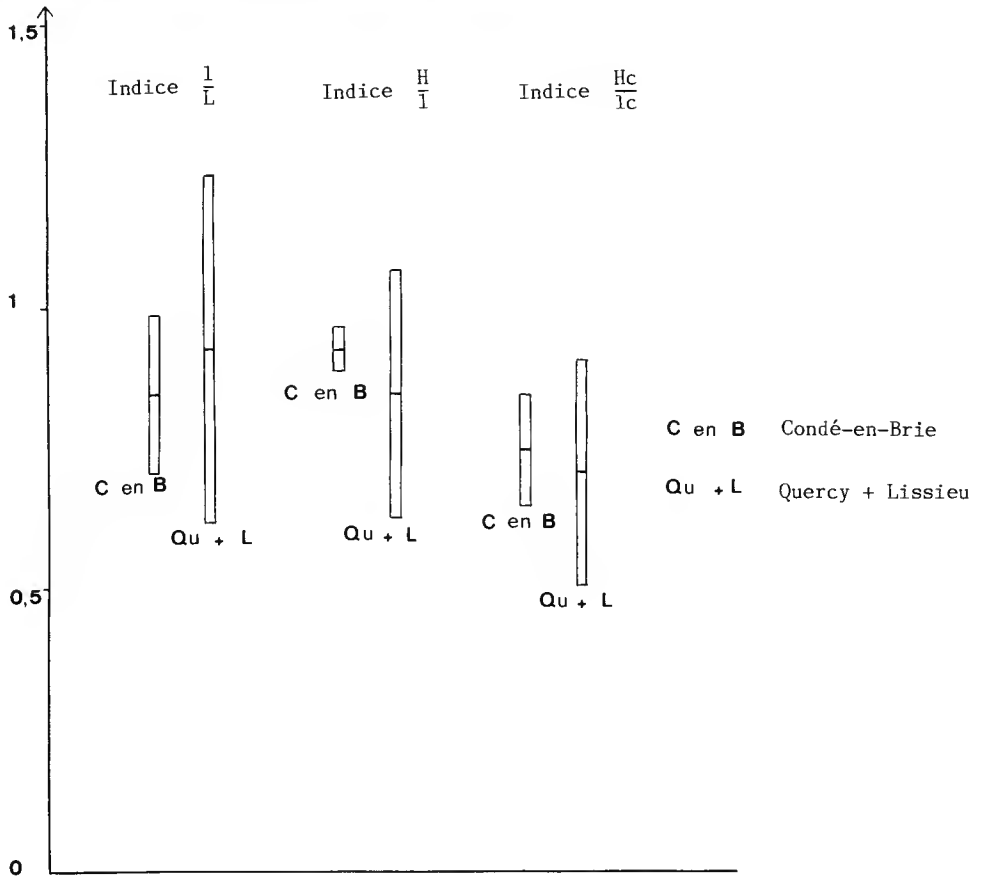
Vertèbres dorsales (fig. 5) : elles portent tous les caractères morphologiques des vertèbres de *Plesiolacerta*, notamment elles possèdent un zygosphène. Cet élément anatomique avait amené LYDEKKER (1888), qui décrivit les premiers restes référables au genre, à les placer chez les Iguanidae, opinion rectifiée depuis par HOFFSTETTER (1942) qui a reconnu un Lacertidé.

En vue latérale la neurèpine paraît assez élevée, bien qu'elle ne soit intacte sur aucune des vertèbres disponibles. En vue antérieure les deux côtés du zygosphène portent une petite surface articulaire sur leur face externe. Le toit du zygosphène est horizontal, légèrement en dessous du sommet des faces latérales. Il existe quelques variations : sur l'une des vertèbres l'écartement entre les faces latérales est très réduit et le toit du zygosphène est presque inexistant; sur une autre vertèbre ce toit est au même niveau que le sommet des deux côtés. En résumé le zygosphène est certainement la structure la plus variable sur les vertèbres de *Plesiolacerta*. La face ventrale du centrum porte une forte carène hémale au bord ventral émoussé et elle s'élargit régulièrement de l'arrière vers l'avant de la vertèbre.

Quelques mesures ont été prises sur ces vertèbres (fig. 6) et elles ont permis de calculer les trois indices vertébraux définis par MAZIN (1978) : indice de largeur du centrum, l/L qui est le rapport de la largeur du centrum au niveau des synapophyses, à la longueur totale du centrum; indice de la hauteur vertébrale, H/l qui est le rapport de la hauteur de la vertèbre (dans la région cotylaire), à la largeur précédemment citée; indice de la hauteur cotylaire, Hc/lc qui est le rapport de la hauteur du cotyle à sa largeur.

La comparaison de ces indices avec ceux des vertèbres dorsales de *Plesiolacerta lydekkeri* des gisements de l'Éocène supérieur des Phosphorites du Quercy et de Lissieu (France, limite Éocène moyen-Éocène supérieur) montre que leurs variations sont comprises dans les limites de variation des indices des vertèbres du Quercy (tabl. II) ce qui confirme l'appartenance de la forme de Condé-en-Brie au genre *Plesiolacerta*. On pourrait même s'interroger sur l'identité spécifique des formes du Quercy et de Condé-en-Brie, mais il convient d'examiner les fossiles d'autres localités voisines stratigraphiquement et géographiquement (Grauves, Sézanne, etc.) pour décider de ce rapprochement.

TABLEAU II. — Moyennes et écarts-type des indices vertébraux mesurés, d'une part, sur les vertèbres dorsales de *Plesiolacerta lydekkeri* des gisements des Phosphorites du Quercy et de Lissieu et, d'autre part, sur les vertèbres dorsales de *Pl.* aff. *Pl. lydekkeri* du gisement de Condé-en-Brie. Il est clair que les variations des indices des vertèbres de Condé-en-Brie sont comprises dans les limites de variation des indices des vertèbres du Quercy et de Lissieu, ce qui montre, sinon l'identité spécifique de ces vertèbres, mais tout au moins leur grande ressemblance.



ANGUIDAE Gray, 1825

La famille des Anguidae est présente à Condé-en-Brie, comme dans la plupart des autres gisements de l'Éocène ouest-européen. On y trouve des formes appartenant aux Anguinae, aujourd'hui représentés par des lézards apodes (« *Ophisaurus* » et *Anguis*) et des formes appartenant aux Glyptosaurinae, taxon dont les derniers représentants s'éteignent certainement au cours de l'Oligocène, bien que quelques fossiles aient été signalés dans le Miocène, mais leur attribution aux Glyptosaurinae demande confirmation (ESTES, 1983).

GLYPTOSAURINAE Marsh, 1872

Ce taxon est relativement facile à caractériser : ce sont des lézards de grande taille, dont le revêtement dermique (que ce soient des ostéodermes ou des plaques dermiques soudées aux os sous-jacents) montre une ornementation typique, faite de petits tubercules. On trouvera d'autres apomorphies de ce taxon dans MESZOELY (1970), SULLIVAN (1979) et GAUTHIER (1982). SULLIVAN (1979) a reconnu deux tribus chez ces Glyptosaurinae : les Glyptosaurini qui correspondent à des lézards de grande taille avec des ostéodermes céphaliques hexagonaux et les Melanosaurini, dont les représentants sont en général de plus petite taille et ne possèdent pas les ostéodermes céphaliques des Glyptosaurini mais des plaques dermiques soudées aux os. ESTES (1983) pense que les Melanosaurini pourraient être paraphylétiques car ils ne sont définis que sur des caractères primitifs. Les deux tribus sont présentes à Condé-en-Brie.

GLYPTOSAURINI Sullivan, 1979

PLACOSAURUS Gervais, 1848-52

Placosaurus quercyi Filhol, 1882

MATÉRIEL : **Condé-en-Brie**, un dentaire droit incomplet (n° CB 16445); cinq ostéodermes céphaliques (n^{os} CB 16449 et CB 16450); dix ostéodermes du tronc (n^{os} CB 16447, CB 16448 et CB 16449).

DESCRIPTION

Le seul dentaire disponible (fig. 8) est brisé et il ne reste que sa partie postérieure. La face labiale est régulièrement convexe vers l'extérieur (vue en coupe transversale). Sur son bord dorso-postérieur existe une petite échancrure où venait certainement se loger le processus antérieur de l'os coronoïde. Le bord postérieur de l'os est brisé et on ne peut donc connaître les rapports établis entre le dentaire et les autres os de la mandibule. Pourtant aucune échancrure correspondant au contact avec le supra-angulaire n'est visible et on peut donc considérer que ce contact se faisait en arrière de celui formé par le dentaire et le processus antérieur du coronoïde. Ceci est un caractère du genre *Placosaurus* (AUGÉ, 1986) par opposition au genre nord-américain *Glyptosaurus* chez qui l'extrémité antérieure du coronoïde et celle du supra-angulaire sont sur une même verticale (MESZOELY, 1970). Toute la partie inférieure de la face linguale est occupée par un important *sulcus Meckeli* qui s'ouvre largement vers l'arrière et, sur le fragment connu, commence à se rétrécir vers l'avant. Un septum intra-mandibulaire divise complètement le *sulcus Meckeli*; cette cloison prend naissance sous la lame horizontale et se soude ventralement à la paroi du dentaire. Vers l'avant, la cloison se soude sur toute sa hauteur à la paroi du dentaire et, de ce fait, la cavité qu'elle délimite se referme à peu près au niveau de la troisième dent (comptée à partir de l'arrière). Ce septum intra-mandibulaire s'échancre largement à l'arrière. La lame horizontale est réduite à une mince frange plafonnant le *sulcus Meckeli*. Le plateau dentaire et la surface alvéolaire forment une seule et même surface très inclinée, dorso-labialement à ventro-lingualement.

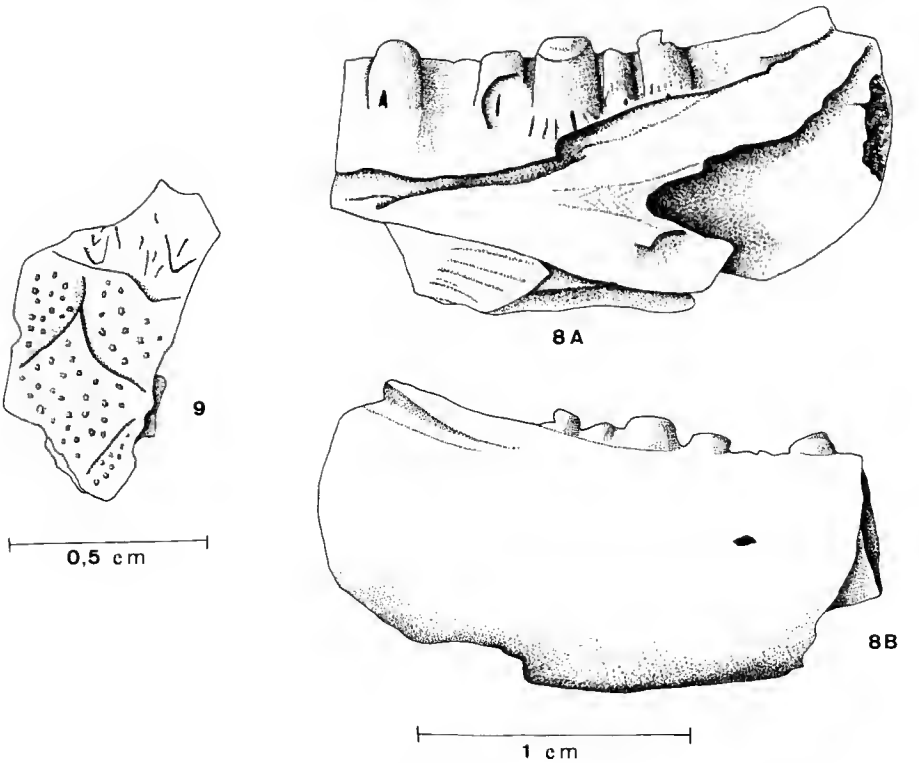


FIG. 8-9. — 8, *Placosaurus quercyi*, dentaire droit, MNHN, n° CB 16445, Condé-en-Brie, Éocène inférieur (8A, face linguale; 8B, face labiale); 9, Melanosaurini indéterminé, fragment de toit crânien, n° CB 16452, Condé-en-Brie, Éocène inférieur.

Seules les cinq dernières dents sont conservées et une seule est restée intacte. Les dents sont élargies antéro-postérieurement et pleurodontes, elles ne présentent pas de rétrécissement, leur inclinaison est assez variable. Ces dents sont aplaties linguo-labialement et dépassent à peine la crête dentaire. L'apex de la seule dent intacte est arrondi et même plat à son sommet; de courtes stries verticales entourent cet apex. La racine des trois dernières dents s'implante jusque sur la lame horizontale.

Les ostéodermes ont une ornementation faite de petits tubercules; certains sont rectangulaires, de grande taille, et couvraient le tronc de l'animal; d'autres sont hexagonaux, toujours assez grands, et recouvraient la tête.

DISCUSSION

L'espèce-type du genre *Placosaurus* est *Placosaurus rugosus* dont le dentaire n'est pas connu et dès lors on comprend les problèmes rencontrés avec les espèces définies sur des

dentaires (*Pl. quercyi* par exemple). J'ai souligné ci-dessus un caractère pris sur le dentaire permettant de séparer *Glyptosaurus* de *Placosaurus*, mais il reste qu'on ne peut séparer les *Placosaurus* du Quercy (*Pl. quercyi* et *Pl. europaeus*) de l'espèce-type. Pourtant Estes (1983) a reconnu ces dernières et je l'ai suivi ici. Le dentaire de Condé-en-Brie correspond parfaitement à ceux de *Pl. quercyi*; on relèvera notamment l'identité de la morphologie dentaire (dents élargies à apex strié et arrondi), du mode d'attachement des dents et de la forme du septum intra-mandibulaire. J'attribue cette pièce à *Placosaurus quercyi* qui aurait donc vécu depuis l'Éocène inférieur jusqu'à l'Éocène supérieur, c'est-à-dire l'âge présumé des spécimens des Phosphorites du Quercy (Augé, 1986).

Les deux sortes d'ostéodermes décrits appartiennent à un Glyptosaurini, les ostéodermes hexagonaux étant d'ailleurs une apomorphie de ce taxon. Je considère que ces ostéodermes se rapportent à *Placosaurus quercyi* dont la présence dans le gisement est démontrée par un dentaire et bien qu'il soit impossible de déceler des caractères spécifiques sur les ostéodermes de *Placosaurus*.

Melanosaurini Sullivan, 1979

Melanosaurini indéterminé

Matériel : **Condé-en-Brie**, un fragment de toit crânien (n° CB 16452), nombreux ostéodermes (n^{os} CB 16454 et CB 16453).

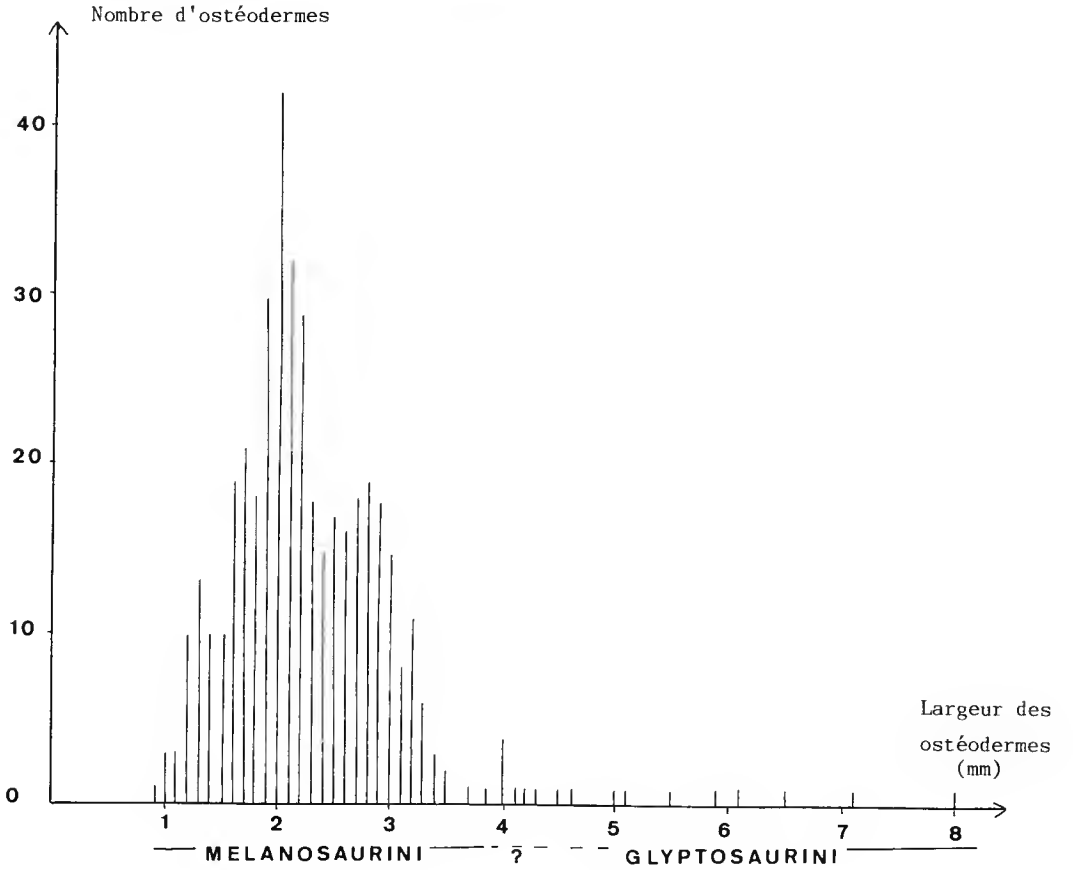
Description

Le fragment de toit crânien (fig. 9), dont la place sur le crâne n'a pu être reconnue, porte un revêtement dermique continu, soudé à l'os et orné de petits tubercules; sur ce revêtement apparaissent les traces laissées par les écailles épidermiques. L'absence d'ostéodermes hexagonaux et la soudure des éléments dermiques au toit crânien montrent que l'on est en présence d'un Melanosaurini.

Les ostéodermes sont de forme rectangulaire, leur ornementation est faite de petits tubercules caractéristiques des Glyptosaurinae. A l'avant ils possèdent une surface lisse qui, quelquefois, se poursuit sur une des faces latérales mais, dans ce cas, cette surface devient très étroite. Sur la plupart des ostéodermes, l'ornementation est visible jusqu'aux bords latéraux qui sont indentés de façon à assurer une suture avec les ostéodermes contigus. Quelques-uns possèdent une carène, d'autres, sans carène, sont allongés et étroits.

Le tableau III montre la répartition de l'ensemble des ostéodermes rectangulaires de Glyptosaurinae trouvés à Condé-en-Brie, suivant leur largeur. Il existe deux modes, respectivement les ostéodermes dont la largeur est de 2 mm et 2,8 mm. Ceci reflète simplement deux récoltes différentes. L'ensemble des ostéodermes de petite taille, c'est-à-dire compris entre les classes de 0,9 et 3,5 mm appartient aux Melanosaurini. Par contre les ostéodermes nettement plus larges et en beaucoup plus faible nombre appartiennent aux Glyptosaurini.

TABLEAU III. — Répartition des ostéodermes rectangulaires de Glyptosaurinae trouvés à Condé-en-Brie suivant leur largeur (dimension prise à la limite entre surface de glissement et partie ornée de l'ostéoderme). Les ostéodermes les plus petits et les plus nombreux (classes 0,9 mm à 3,5 mm) appartiennent aux Melanosaurini. Les ostéodermes les plus larges appartiennent aux Glyptosaurini (classes 5 mm à 8 mm). Entre les classes 3,5 mm et 5 mm existent quelques ostéodermes que l'on ne peut raisonnablement attribuer à l'un ou l'autre taxon.



DISCUSSION

On peut accorder sans aucun doute ces pièces squelettiques aux Melanosaurini; par contre leur attribution générique est beaucoup plus indécise. Les Melanosaurini sont surtout connus dans le Paléogène d'Amérique du Nord, mais quelques formes ont été décrites ou signalées en Europe.

A Dormaal (Éocène inférieur de Belgique), HECHT et HOFFSTETTER (1962) ont trouvé des ostéodermes et des pièces crâniennes d'un lézard qui selon eux est proche de *Melanosaurus*

(espèce-type *Melanosaurus maximus* de l'Éocène inférieur d'Amérique du Nord). Le gisement du Geiseltal (Éocène moyen, Allemagne de l'Est) a livré deux espèces appartenant au genre *Xestops* (MESZOELY *et al.*, 1978), *Xestops abderhaldeni* et *Xestops weigelti* (niveau repère du Geiseltal untere mittelkohle, SCHMIDT-KITTLER, 1987). HOFFSTETTER (1962*a*) a décrit *Paraxestops stehlini* dans l'Éocène supérieur du Mormont-Saint-Loup en Suisse (niveau repère d'Escamps, SCHMIDT-KITTLER, 1987), genre placé depuis en synonymie avec *Xestops* (MESZOELY *et al.*, 1978). L'identité de *Melanosaurus* est fondée sur des caractères crâniens (ESTES, 1983) mais le matériel de Condé-en-Brie se prête mal aux comparaisons. *Xestops* est défini sur un ensemble de caractères parmi lesquels la possession d'ostéodermes avec une carène (ESTES, 1983). Mais en l'absence d'os crânien bien conservé il n'y a pas d'éléments diagnostiques réels autorisant une attribution générique à l'intérieur des Melanosaurini.

Glyptosauriné indéterminé

MATÉRIEL : **Condé-en-Brie**, quatre vertèbres dorsales (n° CB 16451).

DESCRIPTION

Les vertèbres dorsales sont très proches de celles décrites chez le genre *Placosaurus* de l'Éocène supérieur du Quercy (RAGE, 1978, fig. 2; MAZIN, 1978). La neurépine paraît avoir une élévation moyenne, bien qu'elle ne soit intacte sur aucune des vertèbres. Le centrum de la vertèbre est assez haut. Les synapophyses peuvent être presque verticales et s'étendre depuis la base de la prézygapophyse jusqu'au bord ventral du centrum ; sur d'autres vertèbres elles sont plus inclinées et d'extension moindre. Ces différences reflètent certainement des positions différentes sur l'axe vertébral, les vertèbres à grandes synapophyses étant situées plus antérieurement (HOFFSTETTER, 1962*a*). En vue dorsale la constriction entre pré- et postzygapophyses est assez faiblement marquée et ces vertèbres sont plutôt élargies antérieurement. La face ventrale du centrum est soit bombée, soit munie d'une ou même de deux carènes. La forme de la base du centrum exclut toute appartenance de ces vertèbres à un Anguiné chez lesquels cette base est plane ou sub-plane. Les Anguinae ont aussi un centrum plus aplati que celui des vertèbres décrites.

Ces vertèbres sont celles d'un Glyptosauriné ; elles pourraient appartenir à *Placosaurus*, bien que leur taille soit un peu plus petite que celle à laquelle on pourrait s'attendre au vu des autres éléments squelettiques de *Placosaurus* connus à Condé-en-Brie. On peut aussi envisager leur appartenance aux Melanosaurini, la taille des vertèbres correspondrait d'ailleurs mieux à cette dernière possibilité. Mais les comparaisons sont difficiles car il y a apparemment peu de différences entre les vertèbres des Glyptosaurini et celles des Melanosaurini. Ainsi HOFFSTETTER (1962*a*) n'avait pu décider si des vertèbres du Mormont-Saint-Loup appartenaient à un *Placosaurus* ou à *Xestops stehlini* qu'il venait de décrire dans ce gisement d'après des pièces crâniennes. On connaît quelques vertèbres dorsales de Melanosaurini dans les gisements d'Amérique du Nord (*Melanosaurus, Peltosaurus*) mais dans leur description par GILMORE (1928) on ne relève aucun caractère pouvant être utilisé pour les séparer des vertèbres de Glyptosaurini.

ANGUINAE Gray, 1825

Les Anguinae actuels sont des formes apodes qui étaient classiquement réparties en deux genres (*Anguis* et *Ophisaurus*) jusqu'à ce que KLEMBARA (1979, 1981) revalide le genre *Pseudopus* pour l'espèce *Ophisaurus apodus*. Cette proposition a été généralement acceptée (GAUTHIER, 1982; ROČEK, 1984), bien que ESTES (1983) et SULLIVAN (1987) aient émis des réserves sur la pertinence des caractères distinctifs choisis par KLEMBARA qui s'est surtout attaché au pariétal. GAUTHIER (1982) et SULLIVAN (1987) suggèrent aussi qu'il existe une troisième lignée, américaine, indépendante depuis longtemps des deux lignées européennes. D'autre part les Anguinae ne sont représentés à Condé-en-Brie que par des vertèbres alors que les différences entre *Pseudopus* et *Ophisaurus* s'établissent surtout au niveau des os crâniens. On ne peut donc séparer les deux genres avec notre matériel et nous utiliserons donc le terme « *Ophisaurus* » dans son sens large.

Cf. **ANGUIS** Linnaeus, 1758

MATÉRIEL : **Condé-en-Brie**, trois vertèbres dorsales (une figurée, n° CB 16456, autres, n° CB 16455).

DESCRIPTION

Les vertèbres dorsales (fig. 10) possèdent les mêmes caractères morphologiques que les vertèbres de l'actuel *Anguis fragilis*, en premier lieu leur petite taille et leur forme très aplatie. En vue de profil la neurépine est assez longue et d'élévation moyenne; elle s'épaissit au sommet et se prolonge vers l'avant par une lame qui rejoint l'arc neural dans la moitié antérieure de la vertèbre. La synapophyse s'étend depuis la partie inférieure de la prézygapophyse jusqu'à la partie ventrale de la vertèbre; elle s'incline légèrement postéro-latéralement à antéro-ventralement. En vue ventrale, le centrum est plat et allongé et, vers l'arrière, ses deux bords latéraux sont parallèles, disposition typique du genre *Anguis* (chez le genre *Anniella*, Anniellinae, Anguidae? la face ventrale des vertèbres dorsales montre la même morphologie que celle des vertèbres d'*Anguis* mais *Anniella* a une neurépine réduite comparée à celle d'*Anguis*). Sur les fossiles de Condé-en-Brie, le condyle et le cotyle s'étirent transversalement, de la même façon que chez l'*Anguis* actuel.

Il resterait à confirmer la présence du genre *Anguis* dans le gisement de Condé-en-Brie par la découverte d'autres pièces squelettiques, mais la morphologie vertébrale donne déjà une bonne assurance quant à l'existence du taxon dans ce niveau. Il s'agirait donc du plus ancien représentant de la lignée phylétique. Le genre avait été reconnu dans l'Éocène supérieur et l'Oligocène des Phosphorites du Quercy (AUGÉ, 1986; RAGE, 1988) et l'Oligocène inférieur de Hoogbutsel en Belgique (HECHT et HOFFSTETTER, 1962). L'origine de ce taxon remonterait donc au moins à l'Éocène inférieur, ce qui est beaucoup plus ancien que ce qu'avait suggéré KLEMBARA (1981) qui proposait l'Oligocène supérieur.

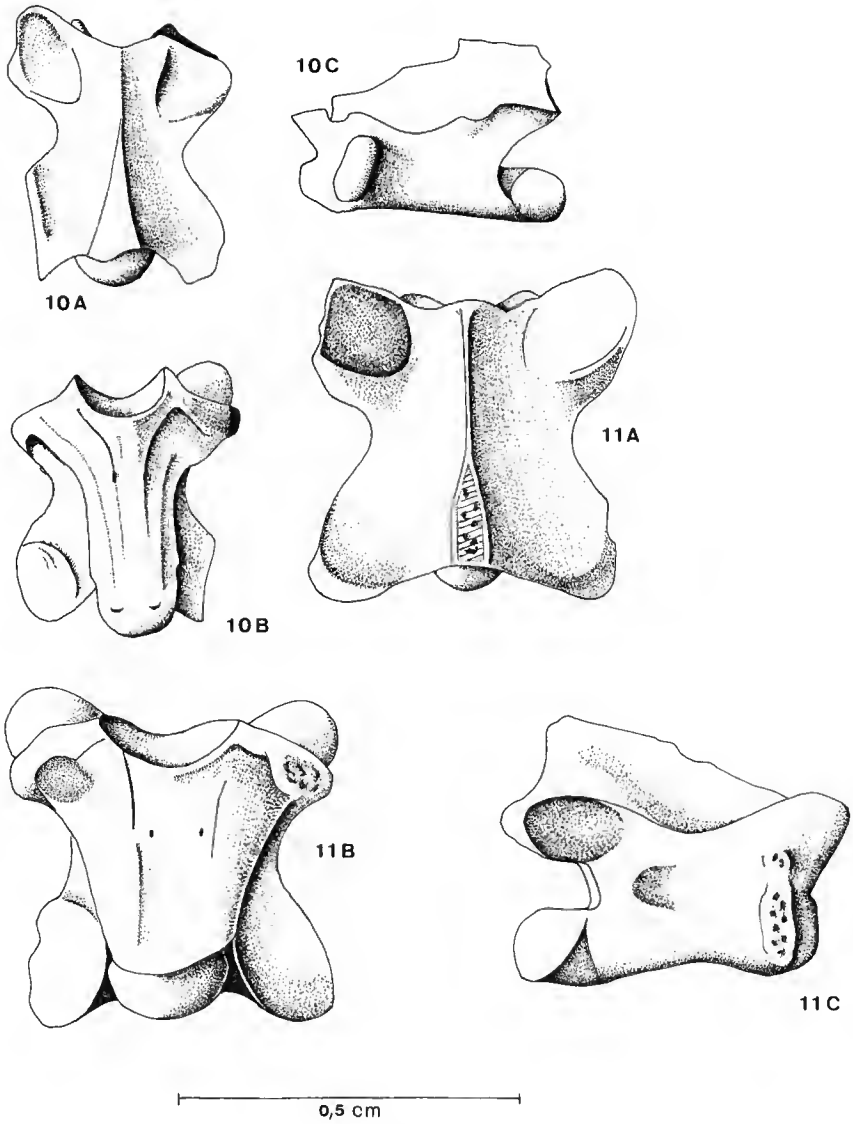


FIG. 10-11. — Anguinae : 10, cf. *Anguis*, vertèbre dorsale, MNHN, n° CB 16456, Condé-en-Brie, Éocène inférieur (10A, face dorsale; 10B, face ventrale; 10C, face latérale); 11, « *Ophisaurus* » sp. vertèbre dorsale, MNHN, n° CB 1617, Condé-en-Brie, Éocène inférieur (11A, face dorsale; 11B, face ventrale; 11C, face latérale).

Cf. « **OPHISAURUS** » Daudin, 1803

MATÉRIEL : **Condé-en-Brie**, dix-huit vertèbres dorsales (n° CB 1617) et six ostéodermes (n° CB 1618).

DESCRIPTION

Les vertèbres dorsales (fig. 11), en vue latérale, ont une neurépine moyennement élevée et un centrum fortement aplati. La synapophyse naît sous la prézygapophyse, elle s'incline postéro-dorsalement à antéro-ventralement et se termine au niveau de la base de la vertèbre. Sur certaines vertèbres la synapophyse est pratiquement verticale et ne présente pas de constriction, alors que sur d'autres une constriction médiane existe. En vue antérieure l'aplatissement de la vertèbre est particulièrement manifeste ; le cotyle s'étire transversalement. La face ventrale du centrum s'élargit vers l'avant et ses bords latéraux convergent vers l'arrière jusqu'au niveau du condyle. Cette face ventrale est plate ou très légèrement bombée, elle peut aussi présenter une faible dépression mésiale. Ces variations du centrum, bien décrites par ROČEK (1984), correspondent à des positions différentes sur l'axe vertébral (AUGÉ, 1986) et se retrouvent chez les « *Ophisaurus* » actuels.

Les ostéodermes se caractérisent par leur ornementation vermiculée (faite de courts sillons entrecroisés) et leur forme rectangulaire, différant sur ce point des petits ostéodermes arrondis du genre *Anguis*. Il existe une surface de glissement non ornée sur la partie antérieure et sur l'un des ostéodermes les bords latéraux sont taillés en biseau ce qui offre une surface de glissement aux ostéodermes situés latéralement (HOFFSTETTER, 1962*b*). Rappelons que les ostéodermes des Glyptosaurinae, s'ils possèdent bien une surface de glissement antérieure, ne montrent pas de bords latéraux taillés en biseau (ou de manière très discrète) permettant le chevauchement des ostéodermes voisins. La taille de ces ostéodermes s'accorde bien avec celle des vertèbres.

DISCUSSION

Les ostéodermes décrits sont non seulement proches de ceux des Anguinae mais aussi de ceux des Gerrhonotinae. MESZOELY (1970) a signalé que les ostéodermes d'*Ophisaurus* s.l. et de *Gerrhonotus* sont similaires. Par contre, chez *Gerrhonotus* la face ventrale du centrum des vertèbres est bombée et non plane ou sub-plane comme chez « *Ophisaurus* ». Notons que tous les fossiles connus attribués aux Gerrhonotinae (GOOD, 1988) sont exclusivement nord-américains. Les vertèbres dorsales de Condé-en-Brie sont très proches morphologiquement de celles de *Pseudopus apodus* actuel et elles présentent le même type de variations intracolumnaires.

C'est en raison de ces ressemblances que j'attribue les vertèbres et ostéodermes de Condé-en-Brie aux Anguinae. Cependant, on ne peut sans discussion les rattacher au genre « *Ophisaurus* », car d'autres genres fossiles ont été reconnus chez les Anguinae. KUHN (1940*a*) a décrit *Ophisaurus quadrupes* et *Parapseudopus hallensis* (= « *Ophisaurus* » s.l.) dans l'Éocène

moyen du Geiseltal (Allemagne de l'Est). La première forme est de petite taille, certainement juvénile et surtout munie de membres réduits. Ses ostéodermes sont semblables à ceux des *Ophisaurus* s.l., on ne connaît pas ses vertèbres. La seconde, plus grande, ne montre pas de membres et MESZOELY et HAUBOLD (1975), qui l'ont réétudiée, la reconnaissent comme un « *Ophisaurus* ». ESTES (1983) maintient la séparation entre *Ophisaurus quadrupes* et *Ophisaurus hallensis* bien qu'il pense que l'on puisse être en présence de la même espèce, les membres n'ayant pas été préservés lors de la fossilisation de *Ophisaurus hallensis*. Or, d'après SULLIVAN (1987), on aurait découvert récemment une ceinture pelvienne vestigiale chez *Ophisaurus hallensis*, encore plus réduite que celle des formes apodes actuelles (*Pseudopus apodus* par exemple). *Ophisaurus hallensis* était donc une forme apode, distincte de *Ophisaurus quadrupes*. KLEMBARA (1981) a revalidé le genre *Parapseudopus* pour *Ophisaurus hallensis*; il se fonde toujours sur des caractères du pariétal qui n'appartiennent pas en propre à ce genre mais que l'on trouve tantôt chez *Pseudopus*, tantôt chez *Ophisaurus* sensu stricto. On peut alors douter de leur valeur en tant que caractères diagnostiques. Il existe aussi des dents pointues et recourbées vers l'arrière chez *O. hallensis* mais KLEMBARA (1981) signale aussi que les dents des *Ophisaurus* (sensu stricto) de l'ancien monde ont la même morphologie. Par contre, un dernier caractère, s'il était confirmé, pourrait avoir valeur d'apomorphie pour l'espèce *Ophisaurus* (= *Parapseudopus*) *hallensis* : les ostéodermes dorsaux (médiodorsaux?) n'auraient pas de surface de glissement à l'avant, ce qui serait un cas unique, non seulement pour tous les Anguinae, mais aussi pour tous les Anguidae (HOFFSTETTER, 1962*b*). Par contre, SULLIVAN (1987) nomme cette forme *Ophisauriscus hallensis*, ce qui ne peut être le cas puisque le genre *Ophisauriscus* est pourvu de membres. Le même auteur a redécrit un Anguiné de l'Oligocène moyen de l'Amérique du Nord, *Parophisaurus pawneensis*, qui était pourvu de membres. Les ostéodermes de ce lézard sont apparemment semblables à ceux des « *Ophisaurus* » actuels; les vertèbres dorsales conservées ont, d'après la description de l'auteur, un centrum à face ventrale légèrement aplatie, avec une dépression médiane peu profonde.

En résumé, chez les Anguinae fossiles, on se trouve en présence de formes apodes avec, outre *Anguis*, « *Ophisaurus* », la plus ancienne d'entre elles étant *Ophisaurus hallensis* de l'Éocène moyen européen, et de formes munies de membres, peut-être plus ou moins réduits, avec *Ophisauriscus quadrupes* (Éocène moyen d'Europe) et *Parophisaurus pawneensis* de l'Oligocène moyen d'Amérique du Nord. Dans ces conditions à quel taxon doit être assigné l'Anguiné de Condé-en-Brie? En particulier peut-on savoir s'il s'agit d'une forme apode ou non? La morphologie plane de la face ventrale du centrum vertébral indique un lézard apode mais on peut remarquer que les vertèbres de *Parophisaurus* montrent aussi, peut-être à un degré moindre, une tendance à l'aplatissement de la face ventrale du centrum. Cependant l'Anguidé de Condé-en-Brie est certainement une forme apode et on peut donc le rapprocher d' « *Ophisaurus* » mais seule la découverte d'autres éléments squelettiques pourra confirmer ce point.

Anguidé indéterminé

MATÉRIEL : **Condé-en-Brie**, treize vertèbres caudales (n° CB 16457).

DESCRIPTION

Quelques vertèbres caudales ont une morphologie proche de celle des vertèbres de l' « *Ophisaurus* » actuel. L'existence des bases brisées des os chevrons, soudées à la partie postéro-ventrale du centrum, près du condyle, signe leur appartenance aux Anguidae. La face ventrale du centrum est cependant particulière : bien qu'aplatie, sur la plupart des vertèbres (huit sur treize), elle porte une dépression mésiale assez large mais peu profonde. La taille est variable, ce qui n'est pas étonnant pour des vertèbres caudales et peut s'accorder à « *Ophisaurus* » ou aux Glyptosaurinae présents à Condé-en-Brie. RAGE (1978) a pu attribuer des vertèbres caudales au genre *Placosaurus* mais sur des critères de taille à l'intérieur d'un même gisement. Ici ce critère ne s'applique pas et comme « les vertèbres caudales des Anguidae varient peu d'un genre à l'autre » (HOFFSTETTER, 1962*a*), il n'est pas possible de les déterminer avec précision.

VARANIDAE Gray, 1827

SANIWA Leidy, 1870

Saniwa sp.

MATÉRIEL : **Condé-en-Brie**, deux vertèbres caudales (n^{os} CB 16458 et CB 16459).

DESCRIPTION

Les vertèbres caudales sont de grande taille (fig. 12), allongées. En vue ventrale, deux rides parallèles limitent la face ventrale du centrum et les traces d'insertion des os chevrons sur la vertèbre se situent à l'extrémité postérieure de ces deux rides. Ce sont des caractères de Varanoïde mais la morphologie de ces vertèbres les distingue de celles de *Necrosaurus*, autre Varanoïde présent dans le gisement. L'insertion des os chevrons se situe un peu à l'avant du condyle, alors que chez *Necrosaurus* elle est contre le condyle. Il est notable que, sur les vertèbres décrites, ces deux surfaces d'insertion ne révèlent pas clairement la présence d'une articulation entre vertèbre et arc hémal mais témoigneraient plutôt d'une soudure. Les processus transverses s'attachent sous les zygapophyses alors que chez *Necrosaurus* ils sont en arrière de celles-ci.

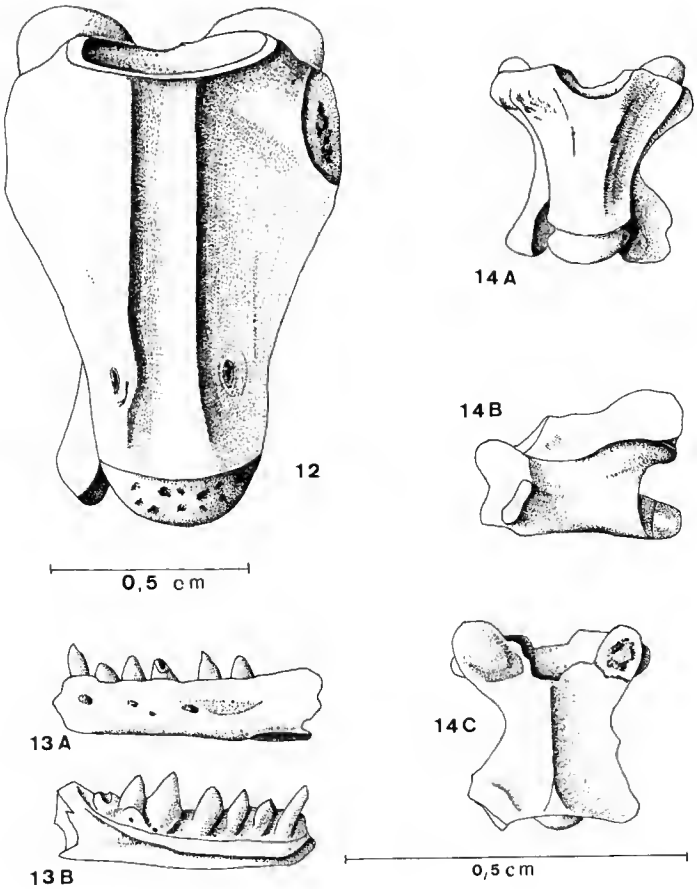


FIG. 12-14. — 12, *Saniwa* sp., vertèbre causale, face ventrale, MNHN, n° CB 16458, Condé-en-Brie, Éocène inférieur; 13, Amphisbaenidé indéterminé, dentaire gauche, MNHN, n° CB 1616, Condé-en-Brie, Éocène inférieur (13A, face labiale; 13B, face linguale); 14, Amphisbaenidé indéterminé, vertèbre dorsale, MNHN, n° CB 1615, Condé-en-Brie, Éocène inférieur (14A, face ventrale; 14B, face latérale; 14C, face dorsale).

DISCUSSION

Ces deux vertèbres n'appartiennent pas à *Necrosaurus* et on peut remarquer que les différences relevées entre elles et les vertèbres de ce dernier rejoignent trait pour trait les différences relevées par HECHT et HOFFSTETTER (1962) entre les vertèbres de *Necrosaurus* et celles de *Saniwa* : les processus transverses sont insérés près du cotyle chez *Saniwa*; les insertions de l'arc hémal sont situées plus en avant chez *Saniwa* et elles ne présentent pas de surfaces articulaires nettes. Je considère ces deux vertèbres comme appartenant au genre

Saniwa. Le fait qu'elles ne portent pas de zygosphène ne remet pas en cause cette attribution car GILMORE (1928) n'avait pas trouvé non plus de zygosphène sur les vertèbres caudales de *Saniwa ensidens* (Éocène inférieur et moyen de l'Amérique du Nord), bien que les vertèbres dorsales en soient pourvues. Le genre *Saniwa* est surtout connu en Amérique du Nord (Éocène inférieur à Oligocène moyen, selon ESTES, 1983), par contre *Saniwa orsmaelensis* Dollo, 1923 vient de l'Éocène inférieur de Dormaal en Belgique. HOFFSTETTER (1943) et HECHT et HOFFSTETTER (1962) ont aussi signalé le genre *Saniwa* dans l'Éocène inférieur du Bassin de Paris (localités de Monthelon et de Cuis, niveau standard de Grauves, MP10, d'après SCHMIDT-KITTLER *et al.*, 1987). Les vertèbres caudales de Condé-en-Brie évoquent beaucoup les vertèbres caudales de *Saniwa orsmaelensis*, mais cette espèce pose quelques problèmes puisque DOLLO (1923) ne l'a pas figurée et que HECHT et HOFFSTETTER (1962) ont écrit que les vertèbres de *Saniwa orsmaelensis* ne sont pas différentes de celles de *S. ensidens*.

J'ai pu voir quelques vertèbres dorsales de *S. orsmaelensis* conservées au Muséum Royal d'Histoire Naturelle de Bruxelles et je ne peux que confirmer les observations des auteurs précédents. L'étude de vertèbres du genre *Saniwa* trouvées dans des gisements proches stratigraphiquement et géographiquement de Condé-en-Brie (Avenay, Mutigny), et notamment de vertèbres sacrées, apportera de nouveaux éléments de comparaison et permettra peut-être de préciser les relations entre les espèces européennes et les espèces américaines.

NECROSAURIDAE Hoffstetter, 1943

NECROSAURUS Filhol, 1876

Necrosaurus sp.

MATÉRIEL : **Condé-en-Brie**, une vertèbre cervicale, deux vertèbres dorsales, six caudales et peut-être une sacrée, une vingtaine d'ostéodermes (n° CB 16460).

DESCRIPTION

Les ostéodermes à eux seuls montrent la présence du Varanoïde *Necrosaurus* dans le gisement de Condé-en-Brie. Ils sont de forme ovale et présentent une forte carène médiane. Leur ornementation est faite de petites cavités qui peuvent s'allonger en un court sillon. Ce guillochage est nettement plus marqué que celui des ostéodermes de *Necrosaurus cayluxi* décrits et figurés par RAGE (1978, fig. 3) dans l'Éocène supérieur de Sainte-Néboule (Phosphorites du Quercy). Rappelons que ce type d'ostéodermes est relativement rare dans les gisements des Phosphorites du Quercy puisque seuls Sainte-Néboule et Escamps (Éocène supérieur) en ont fournis; leur morphologie y est relativement homogène.

La vertèbre cervicale a une morphologie nettement varanoïde (RAGE, 1978, fig. 4). Ainsi en vue latérale on note la présence d'un processus transverse à l'avant de la vertèbre mais il paraît plus réduit que celui des vertèbres cervicales de *N. cayluxi* de Sainte-Néboule. Les *margines inferiores* qui le prolongent n'ont pas le même développement ni la même direction que celles des vertèbres du Quercy (elles sont plus courtes et dirigées vers le haut). Par contre

l'hypapophyse terminant ventralement la vertèbre montre aussi à son extrémité une surface articulaire qui recevait un hypocentre, plus une épiphyse, disparus lors de la fossilisation.

Les vertèbres dorsales posent des problèmes de convergence de forme avec les vertèbres dorsales de l'Anguidae *Placosaurus*, déjà évoqués à de nombreuses reprises (RAGE, 1978; MAZIN, 1978; AUGÉ, 1986). Rappelons que MAZIN avait séparé de façon convaincante ces deux types de vertèbres sur des critères quantitatifs. Les vertèbres de Condé-en-Brie attribuées à *Necrosaurus* sont plus hautes que les vertèbres de Glyptosaurinae et, en vue dorsale, la constriction située entre pré- et postzygapophyses est plus marquée que chez *Placosaurus*.

Les vertèbres caudales sont plus ou moins allongées ce qui reflète leur place sur l'axe vertébral. Les processus transverses s'attachent sur la moitié antérieure du centrum, derrière les prézygapophyses. Ces processus se prolongent vers l'arrière par une carène qui disparaît un peu avant le condyle. La neurépine n'est complète sur aucune des vertèbres mais elle semble assez élevée. En vue ventrale, le centrum porte soit deux rides parallèles séparées par une dépression, soit une ride centrale qui se bifurque postérieurement. Dans tous les cas ces rides se terminent au niveau du condyle où elles se relèvent et portent une surface d'articulation pour les os chevrons. La présence de ces deux surfaces, contre le condyle, est caractéristique de *Necrosaurus* (RAGE, 1978).

Une vertèbre sacrée pourrait appartenir à *Necrosaurus*. Il s'agit de la deuxième sacrée, sa taille est en accord avec celle des autres vertèbres attribuées à *Necrosaurus*. Elle présente de fortes apophyses transverses, brisées à leur extrémité. La face ventrale du centrum présente un faible bombement qui part du cotyle et rejoint le condyle. Ce relief est beaucoup moins accusé que celui qui existe sur une vertèbre sacrée de Perrière (Éocène supérieur, Phosphorites du Quercy), attribuée à *N. eucarinatus* (AUGÉ, 1986). A l'avant il existe une ébauche de zygosphène (pseudozygosphène) et c'est surtout la présence de cette structure qui laisse penser que cette vertèbre appartient à *Necrosaurus*. En effet, certaines vertèbres caudales de *N. eucarinatus* et de *N. cayluxi* (AUGÉ, 1986) présentent aussi un pseudozygosphène, suivant la terminologie de HOFFSTETTER et GASC (1969).

En l'absence de pièces crâniennes il n'est pas possible de proposer d'attribution spécifique pour cette forme.

AMPHISBAENIA Gray, 1844

AMPHISBAENIDAE Gray, 1865

Amphisbaenidé indéterminé

MATÉRIEL : **Condé-en-Brie**, un dentaire gauche incomplet, figuré (n° CB 1616), un autre dentaire incomplet (n° CB 16461), neuf vertèbres dorsales (n° CB 1615).

DESCRIPTION

Le dentaire gauche (fig. 13) a sa partie antérieure brisée et l'extrémité postérieure n'est pas non plus intacte. La face labiale est légèrement bombée vers l'extérieur mais cette convexité est

beaucoup moins accusée que celle trouvée chez la plupart des Lacertilia. Trois foramens labiaux sont conservés; ils s'ouvrent à mi-hauteur du dentaire. Un autre foramen existe entre les deuxième et troisième foramens déjà cités mais il ne s'agit probablement pas d'un foramen labial classique car il n'est pas situé dans leur alignement et il est beaucoup plus petit. Le bord ventral du dentaire est rectiligne. En vue linguale le *sulcus Meckeli* s'ouvre largement à l'arrière où il est complètement divisé par une cloison qui prend naissance sous la lame horizontale et qui se soude au bord ventral du dentaire. Cette structure est tout à fait semblable au septum intra-mandibulaire que l'on trouve chez les lézards Anguidae actuels et fossiles et c'est aussi par ce terme qu'elle sera ici désignée chez les Amphisbaeniens. Vers l'avant, le *sulcus Meckeli* se rétrécit rapidement; il se trouve alors limité par deux marges presque parallèles, respectivement la lame horizontale dorsalement et le bord ventral du dentaire. Ce bord ne s'incurve pas en direction labiale; en conséquence le *sulcus Meckeli* s'ouvre largement vers le bas. La lame horizontale est élargie vers l'avant, arrondie puis elle s'élève et s'amincit à l'arrière du dentaire où elle se réduit à une simple frange. Le plateau dentaire est bien développé; il forme une surface horizontale à l'avant puis il suit la courbure de la lame horizontale vers l'arrière; il s'incline alors postéro-dorsalement à antéro-ventralement. La surface alvéolaire est complètement occupée par la base des dents. Ces dernières sont pleurodontes; sept sont conservées, la dernière étant brisée. Il existait certainement d'autres dents à l'avant de la mâchoire. Les bases dentaires sont presque jointives, sauf la quatrième et la cinquième qui laissent entre elles un espace correspondant à la moitié de la longueur d'une base dentaire. Les dents sont uniformément inclinées vers l'avant, leur base est large, circulaire, puis la dent se rétrécit régulièrement pour se terminer par une pointe. La troisième dent prise vers l'avant a un aspect un peu particulier car elle présente à la fois un aplatissement sur la face linguale et un rétrécissement de son diamètre aux deux tiers de sa hauteur. Les dents dépassent la crête dentaire sur la moitié de leur hauteur. La troisième dent (comptée à partir de l'arrière) est la plus forte.

Sur les vertèbres dorsales (fig. 14), en vue latérale, le centrum est aplati, la synapophyse est assez allongée (elle s'incline postéro-dorsalement à antéro-ventralement). En vue ventrale les marges latérales du centrum, qui est plat, sont parallèles dans la partie postérieure de la vertèbre. Ce dernier caractère est commun aux vertèbres d'Amphisbaenes, aux vertèbres d'*Anguis* (Anguidae) et à celles d'*Anniella* (Anguidae?). Les vertèbres de ces derniers genres partagent aussi leur forme aplatie et leur petite taille avec les vertèbres des Amphisbaenes. Mais l'absence de la neurépine chez ces dernières suffit à les distinguer de celles des genres *Anguis* et *Anniella*. Signalons aussi que les dimensions de ces vertèbres ne s'accordent pas à celles du dentaire : elles sont relativement plus grandes que cet os.

Discussion

Des restes d'Amphisbaenes ont été signalés par divers auteurs dans l'Éocène, l'Oligocène, le Miocène et le Pliocène ouest-européen (Estes, 1983, a fourni une compilation de cette littérature, voir aussi Bailon, 1989). Les différents gisements de l'Éocène supérieur et de l'Oligocène des Phosphorites du Quercy ont presque tous fournis des restes d'Amphisbaenes, rarement des dentaires, le plus souvent des vertèbres (Rage, 1988). Hecht et Hoffstetter (1962) ont signalé des ressemblances entre les restes d'Amphisbaenes de Dormaal (Éocène

inférieur de Belgique) et le genre actuel *Blanus* (Amphisbaenidae). ESTES (1983) pense que ces spécimens sont des membres de la famille des Amphisbaenidae et c'est aussi à cette famille que sont rapportés les fossiles de Condé-en-Brie, en raison surtout de la ressemblance du dentaire avec ceux du genre *Blanus* actuel.

Il semble pourtant prématuré d'établir un rapprochement entre les fossiles de Condé-en-Brie et *Blanus* car la variabilité morphologique de ce genre nous est encore peu connue, en raison du manque de matériel de comparaison dont nous avons pu disposer. Dans ce contexte une étude d'ensemble des Amphisbaenes fossiles de l'Ouest européen paraît souhaitable.

CONCLUSIONS

Au terme de cette étude des Lacertilia et Amphisbaenia de Condé-en-Brie, on constate que ces faunes sont globalement très proches de celles de Dormaal, Belgique, seul autre gisement de l'Éocène inférieur européen dont les lézards ont été étudiés. Ainsi on compte sept familles ou sous-familles communes (Agamidae, Lacertidae, Glyptosaurinae, Anguinae, Necrosauridae, Varanidae, Amphisbaenidae). Seuls les Iguanidae et les Gekkonidae, présents à Condé-en-Brie, n'ont pas été signalés à Dormaal, alors que les Cordylidae présents à Dormaal ne se retrouvent pas à Condé-en-Brie. Signalons aussi que, parmi les faunes déterminables à ce niveau systématique, quatre genres sont communs aux deux gisements (*Tinosaurus*, *Plesiolacerta*, *Saniwa* et *Necrosaurus*). Cette forte ressemblance entre les faunes de Lacertilia de ces deux gisements confirme que le renouvellement faunique majeur intervenu dans le Paléogène inférieur est antérieur au niveau de Dormaal (GODINOT *et al.*, 1978). Bien que les faunes de Lacertilia du Paléocène aient été peu étudiées (gisements du Hainin, Belgique; de Walbeck, Allemagne de l'Est; de Cernay, est du Bassin de Paris), on peut tout de même dire qu'elles étaient beaucoup moins variées que celles de l'Éocène inférieur. Ainsi on ne relève, dans les gisements de Walbeck et de Cernay, que trois familles ou sous-familles : les Necrosauridae (HOFFSTETTER, 1943), les Lacertidae (avec *Plesiolacerta paleocenica* Kuhn, 1940*b*, et *Pseudeumeces wahlbeckensis* Kuhn, 1940*b*) et peut-être les Glyptosaurinae (ESTES, 1983)

Les Iguanidae de l'Éocène européen sont certainement d'origine nord-américaine et leur découverte dans le gisement de Condé-en-Brie permet de proposer une date pour cette dispersion : l'Éocène inférieur.

Si maintenant on compare les faunes de Condé-en-Brie à celles d'autres gisements de l'Éocène européen ayant aussi permis des récoltes appréciables de Lacertilia, respectivement le Geiseltal (Allemagne de l'Est, Éocène moyen) et les gisements de l'Éocène supérieur des Phosphorites du Quercy (France), on retrouve d'assez grandes similitudes : cinq familles (ou sous-familles) sont communes au gisement de Condé-en-Brie et à ceux du Geiseltal (Iguanidae, Lacertidae, Glyptosaurinae, Necrosauridae, Amphisbaenidae). Ainsi entre l'Éocène inférieur et l'Éocène supérieur seules deux familles de lézards disparaissent momentanément en Europe de l'Ouest (les Agamidae et les Varanidae), alors qu'aucune famille nouvelle n'apparaît. Il faut cependant signaler qu'à l'Éocène supérieur le nombre d'espèces par famille de lézard tend à augmenter. Les différences plus importantes avec le gisement du Geiseltal sont certainement dues à son plus grand éloignement (Europe centrale) donc à des conditions paléogéographi-

ques différentes, l'Europe étant alors divisée en plusieurs provinces, voire en îles pour lesquelles on a montré un endémisme des faunes de mammifères (HARTENBERGER, 1973; SUDRE, 1974). Il est possible que l'on retrouve de telles différences chez les herpétofaunes. Retenons la grande stabilité des faunes de Lacertilia durant l'Éocène en Europe de l'Ouest, au moins au niveau familial ou sub-familial; elle contraste certainement avec les renouvellements importants enregistrés durant la même période chez les mammifères (HARTENBERGER, 1987; RUSSELL *et al.*, 1982).

Remerciements

Cette étude a pu être réalisée grâce à du matériel récolté par M. D. RUSSELL (Institut de Paléontologie du Muséum national d'Histoire naturelle (MNHM)) et par M. LOUIS et le Dr. BRAILLON de la Société laonnoise de Paléontologie. M. RAGE a bien voulu relire et apporter d'utiles commentaires au manuscrit.

RÉFÉRENCES

AUGÉ, M., 1986. — Les Lacertiliens (Reptilia, Squamata) de l'Éocène supérieur et de l'Oligocène ouest européens. Thèse de 3e cycle, Paris VI, 218 p.

— 1987. — Les Cordylidae (Reptilia, Lacertilia) de l'Éocène français. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., **9**, section C (2) : 181-196.

AVERY, D., and W. TANNER, 1971. — Evolution of the iguanine lizards (Sauria, Iguanidae) as determined by osteological and myological characters. *Brigham Young Univ. Sci. Bull.*, Biol. Ser., **12** : 1-79.

BAILON, S., 1989. — Les Amphibiens et les reptiles du Pliocène supérieur de Balaruc II (Hérault, France). *Palaeovertebrata*, **19** (1) : 7-28.

COOPER, J. S., D. F. G. POOLE and R. LAWSON, 1970. — The dentition of agamid lizards with special reference to tooth replacement. *J. Zool.*, London, n° 162 : 85-98.

DOLLO, L., 1923. — *Saniwa orsmaelensis*, varanidé nouveau du Landénien supérieur d'Orsmael (Brabant). *Bull. Soc. belge Géol. Paléont. Hydrol.*, **33** : 76-82.

ESTES, R., 1983. — Sauria terrestria, Amphisbaenia. Handbuch der Paläoherpetologie. Fischer Verlag, Stuttgart. Teil **10A** : 249 p.

ESTES, R., K. DE QUEIROZ and J. GAUTHIER, 1988. — Phylogenetic relationships within Squamata, p. 118-281. Ed. Estes and Pregill. Essays commemorating C. L. Camp. Standford Univ. Press. Standford.

ETHERIDGE, R., 1964. — The skeletal morphology and systematic relationships of sceloporine lizards. *Copeia*, **4** : 610-631.

— 1965. — Fossil lizards from the Dominican Republic. *Q. Jl. Fla Acad. Sci.*, **28** : 83-105.

FEJERVARY-LANGH, A., 1923. — Beiträge zu einer Monographie der fossilen Ophisaurier. *Palaeont. hung.*, Budapest, I (7) : 123-220.

FEUGUEUR, L., 1963. — L'Yprésien du Bassin de Paris. Mémoires pour servir à l'explication de la carte géologique. Ministère de l'industrie, Paris, Imprimerie nationale, 568 p.

GAUTHIER, J., 1982. — Fossil xenosaurid and anguid lizards from the Early Eocene Wasatch Formation, southeast Wyoming, and a revision of the Anguioidea. *Contr. geol., Univ. Wyoming*, **21** (1) : 7-54.

GILMORE, C. W., 1928. — The fossil lizards of North America. *Mem. natn. Acad. Sci.*, **22** : 1-197.

GODINOT, M., F. DE BROIN, E. BUFFETAUT, J.-C. RAGE and D. RUSSELL, 1978. — Dormaal : une des plus anciennes faunes éocènes d'Europe. *C. r. Acad. Sci., Paris*, **287** : 1273-1276.

GOOD, D. A., 1988 — The phylogenetic position of fossils assigned to the gerrhonotinae (Squamata, Anguidae). *J. Vertebr. Paleont.*, **8** (2) : 188-195.

HARTENBERGER, J.-L., 1973. — Les rongeurs de l'Éocène européen. Leur évolution dans leur cadre biogéographique. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3e sér., n° 132, Sciences de la terre 24 : 59-70.

— 1987. — Modalités des extinctions et apparitions chez les Mammifères du Paléogène d'Europe. *Mém. Soc. géol. Fr.*, N.S. : 133-143.

HAUBOLD, H., 1977. — Zur Kenntnis der Sauria (Lacertilia) aus dem Eozän des Geiseltals. In : Matthes, H. und B. Thaler, eds., Eozäne Wirbeltiere des Geiseltales. *Wiss. Beitr. Martin-Luther Univ.*, Halle 1977/2 (P5) : 107-112.

HECHT, M., and R. HOFFSTETTER, 1962. — Note préliminaire sur les Amphibiens et les Squamates du Landenien supérieur et du Tongrien de Belgique. *Bull. Inst. r. Sci. nat. Belg.*, **38** : 1-30.

HOFFSTETTER, R., 1942. — Sur les restes de Sauria du Nummulitique européen rapportés à la famille Iguanidae. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, **14** : 233-240.

— 1943. — Varanidae et Necrosauridae fossiles. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, **15** : 134-141.

— 1946. — Sur les Gekkonidae fossiles. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, **18** : 195-203.

— 1955. — Squamates de type moderne. *In* : J. PIVETEAU, Traité de Paleont., **5** : 606-662.

— 1962*a*. — Additions à la faune reptilienne de l'Éocène supérieur de Mormont-Saint-Loup (Suisse). *Bull. Soc. géol. Fr.*, **4** : 109-117.

— 1962*b*. — Observations sur les ostéodermes et la classification des Anguidés actuels et fossiles (Reptiles, Sauriens). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, **34** : 149-157.

HOFFSTETTER, R., et J. GASC, 1969. — Vertebrae and ribs of modern reptiles. *In* : C. GANS (ed.), Biology of the Reptilia 1 : (Morphology A) : 201-310.

KLEMBARA, J., 1979. — Neue funde der Gattungen *Ophisaurus* und *Anguis* (Squamata, Reptilia) aus dem Untermiozän Westböhmens (CSSR). *Vest ústřed. Úst. geol.*, **54** : 163-169.

— 1981. — Beitrag zur kenntnis des subfamilie Anguinae (Reptilia, Anguidae). *Acta Univ. Carol.*, Geologica, n° 2 : 121-168.

KLUGE, A. G., 1989. — Metacladistics. Cladistics, **5** : 291-294.

KUHN, O., 1940*a*. — Die Placosauriden und Anguiden aus dem mittleren Eozän des Geiseltales. *Nova Acta Leopoldina*, (n.f.), **8** : 461-486.

— 1940*b*. — Crocodilier und Squamatenreste aus dem oberem Palaozän von Wahlbeck. *Zentbl. Miner. Geol. Paläont.*, Abt. B : 21-25.

— 1944. — Weitere Lacertilier, insbesondere Iguaniden aus dem Eozän des Geiseltales. *Paläont.*, **23** : 360-366.

LOUIS, P., 1966. — Note sur un nouveau gisement situé à Condé-en-Brie (Aisne) et renfermant des restes de Mammifères de l'Éocène inférieur. *Ann. ARERS*, Reims, **4** : 108-118.

LOUIS, P., et M. LAURAIN, 1983. — Nouveau gisement de vertébrés dans le Cuisien supérieur de Saint-Agnan (Aisne). Ses relations stratigraphiques avec les autres gisements Yprésiens du Bassin Parisien. *Bull. inf. Géol. Bass. Paris*, **20** (4) : 3-20.

LYDEKKER, R., 1888. — Catalogue of fossil Reptiles and Amphibians in the British Museum. London.

MAZIN, J.-M., 1978. — Les Anguidés de l'Éocène supérieur du Quercy. Mémoire D.E.A., non publié.

MESZOELY, C., 1970. — North American fossil anguid lizards. *Bull. Mus. comp. Zool. Harv.*, **139** (2) : 87-149.

MESZOELY, C., and H. HAUBOLD, 1975. — The status of the Middle Eocene Geiseltal anguid lizards. *Copeia*, 1975 (1) : 36-43.

MESZOELY, C., R. ESTES, and H. HAUBOLD, 1978. — Eocene anguid lizards from Europe and a revision of the genus *Xestops*. *Herpetologica*, **34** : 156-166.

MISHLER, B., and R. N. BRANDON, 1987. — Individuality, pluralism, and the phylogenetic species concept. *Biol. Philos.*, **2** : 397-414.

MOODY, S., and Z. ROČEK, 1980. — *Chamaeleo caroliquarti* (Chamaeleonidae, Sauria) : a new species from the lower Miocene of Central Europe. *Vest. ústřed. Úst. geol.*, **55** : 85-92.

PREGILL, G., 1981. — Late Pleistocene herpetofaunas from Puerto Rico. *Misc. Publs Univ. Kansas Mus. Nat. Hist.*, **71** : 1-72.

RAGE, J.-C., 1978. — Squamates. *In* : B. GEZE, J.-C. RAGE, C. VERGNAUD-GRAZZINI, F. DE BROIN, E. BUFFETAUT, C. MOURER-CHAUVIRÉ, J.-Y. CROCHET, B. SIGÉ, J. SUDRE, J.-A. RÉMY, B. LANGE-BADRÉ, L. DE BONIS, J.-L. HARTENBERGER, M. VIANEY-LIAUD, La poche à phosphate de Sainte-Néboule (Lot) et sa faune de vertébrés du Ludien supérieur. *Palaeovertebrata*, **8** : 167-326.

— 1988. — Le gisement du Bretou (Phosphorites du Quercy, Tarn-et-Garonne, France) et sa faune de vertébrés de l'Éocène supérieur. I : Amphibiens et Reptiles. *Palaeontographica*, Abt. A, **205** : 3-27.

ROBINSON, P., 1976. — How *Sphenodon* and *Uromastyx* grow their teeth and use them. In : A. Bellairs and B. Cox, Morphology and biology of reptiles. *Linn. Soc. London Symp.*, Ser. 3 : 43-64.

ROČEK, Z., 1984. — Lizards (Reptilia, Sauria) from the lower Miocene locality Dolnice (Bohemia, Czechoslovakia). *Rozpr. čsl. Akad, Věd*, Praha : 5-66.

RUSSELL, D. E., N. BONDE, E. BONE, F. DE BROIN, M. BRUNET, E. BUFFETAUT, J. M. CORDY, J.-Y. CROCHET, H. DINEUR, R. ESTES, L. GINSBURG, M. GODINOT, M.-C. GROESSENS, P. GIGASE, C.-J.-O. HARRISON, J.-L. HARTENBERGER, E. HOCH, J.-J. HOOKER, A.-N. INSOLE, B. LANGE-BADRÉ, P. LOUIS, R. MOODY, J.-C. RAGE, J. RÉMY, K. ROTHAUSEN, B. SIGÉ, D. SIGOGNEAU-RUSSELL, R. SPRINGHORN, J. SUDRE, H. TOBIEN, M. VIANEY-LIAUD, R. VINKEN et C.-A. WALKER, 1982. — Tetrapods of the northwest european tertiary Bassin. *Geol. Jber*, **60** : 5-74.

SCHLEICH, H. H., 1987. — Neue Reptilienfunde aus dem Tertiär Deutschlands 7. Erstnachweis von Geckos aus dem Mittelmiozän Süddeutschlands : *Palaeogekko risgoviensis* nov. gen., nov. spec. (Reptilia, Sauria, Gekkonidae). *Mitt. bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol.*, **27** : 67-93

SCHMIDT-KITTLER, N., 1987. — European Reference Levels and Correlation Tables. In : N. Schmidt-Kittler (ed.), *Münchner Geowiss.*, Abh. **10** : 13-30.

SUDRE, J., 1974. — L'endémisme des faunes de mammifères du Sud de l'Angleterre à l'Éocène supérieur. Deuxième réunion des Sciences de la terre. Pont-à-Mousson (Nancy).

SULLIVAN, R., 1979. — Revision of the Paleocene genus *Glyptosaurus* (Reptilia, Anguidae). *Bull. am. Mus. nat. Hist.*, **163** : 1-72.

— 1987. — *Parophisaurus pawneensis* (Gilmore, 1928). New Genus of Anguid Lizard from the Middle Oligocene of North America. *J. Herpet.*, **21** (2) : 115-133.

WILEY, E. O., 1981. — Phylogenetics : the theory and practice of phylogenetic systematics. New York, John Wiley.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **12**, 1990,
section C, n° 2 : 143-223.

Les Vertébrés du Dévonien inférieur du Bac Bo oriental (provinces de Bac Thaï et Lang Son, Viêt Nam)

par TONG-DZUY Thanh et Philippe JANVIER

Résumé. — Les Vertébrés du Dévonien inférieur de la Formation de Sika et de la Suite de Bac Bun sont décrits sur la base de nouveau matériel de deux gisements situés respectivement près de Trang Xa (province de Bac Thaï) et de Dông Mo (province de Lang Son), dans le nord-est du Viêt Nam (Bac Bo). Cette faune comprend essentiellement des Antiarches, mais aussi quelques Galéaspides, Acanthodiens et Sarcoptérygiens. Les restes de Galéaspides, très fragmentaires, sont attribuables au genre *Polybranchiaspis*. Les Antiarches comptent deux nouvelles espèces rapportées au genre *Yunnanolepis* : *Y. bacboensis* n. sp. et *Y. deprati* n. sp., une nouvelle espèce du genre *Chuchinolepis*, *C. dongmoensis* n. sp., et un nouveau Sinolepidé, *Vanchienolepis langsonensis* n. g., n. sp. Un Antiarche probablement nouveau, dont la plaque médiane dorsale postérieure est pourvue d'un grand processus spinal, est signalé dans la Formation de Sika uniquement. Quelques écailles d'Acanthodiens ressemblant à *Nostolepis* proviennent d'un horizon marin du sommet de la Suite de Bac Bun. Le Sarcoptérygien appartient au genre *Youngolepis* et apparaît comme très proche de l'espèce *Y. praecursor* du Dévonien inférieur de Chine. Il n'est cependant pas exclu que deux formes de ce genre coexistent dans le gisement de Dông Mo, comme le suggèrent deux types assez différents de crânes et de mandibules. Ce nouveau matériel confirme l'étroite ressemblance entre la faune de Vertébrés de ces deux unités du Viêt Nam et celle de la Formation de Cuifengshan (Lianhuashanien — Nakaolingien) du Yunnan oriental (Chine). La présence d'un Sinolepidé dans le gisement de Dông Mo confirme l'ancienneté de cette famille d'Antiarche, prédite par la phylogénie du groupe.

Mots-clés. — Galeaspida ; Antiarcha ; Sarcopterygii ; Acanthodii ; Dévonien inférieur ; Viêt Nam ; Systématique ; Biostratigraphie.

Abstract. — The Lower Devonian vertebrates of the Sika Formation and the Bac Bun Suite are described on the basis of new material from two localities situated respectively near Trang Xa (Bac Thai Province) and Dông Mo (Lang Son Province) in the north-east of Viêt Nam (Bac Bo). This fauna consists mainly of antiarchs, but also contains galeaspid, acanthodian and sarcopterygian remains. The galeaspid remains are referred to *Polybranchiaspis* sp. The antiarchs comprise two new species referred to the genus *Yunnanolepis* : *Y. bacboensis* n. sp., a form with well-marked ridges on the trunk armour and coarsely tuberculated ornamentation, and *Y. deprati* n. sp., which has a finer ornamentation and is devoid of ridges on the trunk armour. *Chuchinolepis dongmoensis* n. sp. is a procondylolepiform antiarch characterized by an elongate posterior median dorsal plate, and *Vanchienolepis langsonensis* n. g., n. sp. is a new sinolepid antiarch in which the anterior dorsolateral plates meet each other in front of the anterior median dorsal plate. A probably new antiarch, which bears a high spinal process on the posterior median dorsal plate, is recorded from the Sika Formation only. Some *Nostolepis*-like acanthodian scales were found in a marine horizon of the top of the Bac Bun Suite. Most sarcopterygian remains can be referred to the genus *Youngolepis* and resemble very much. *Y. praecursor* from the Lower Devonian of China. There may be two species of that genus in the Dông Mo locality, according to clear differences in snout and lower jaw morphologies. This new material confirms the close similarity between the vertebrate faunas of these two geological units of Viêt Nam and that of the Cuifengshan Formation (Lianhuashanian — Nakaolingian) of eastern Yunnan (China). Faunal differences between the Sika Formation and the Bac Bun Suite are minor and may be linked to environmental conditions. The occurrence of a Sinolepidae in the Bac Bun Suite at Dông Mo confirms the early divergence of this antiarchan family, as predicted by the phylogeny of the group.

Key words. — Galeaspida; Antiarcha; Sarcopterygii; Acanthodii; Lower Devonian; Viêt Nam; Systematics; Biostratigraphy.

TOM TAT. Hoá thạch động vật có xương sống tuổi Devon sớm được mô tả trên cơ sở bộ sưu tập từ hệ tầng Sika và điệp Bắc Bun ở hai địa điểm thuộc Đông Bắc Bộ Việt Nam — Trằng Xá (tỉnh Bắc Thái) và Đồng Mỏ (tỉnh Lạng Sơn). Hoá thạch chủ yếu là Antiarchi, đồng thời cũng có mặt các dạng cuả Galeaspid và Sarcopterygi. Các dạng cuả Galeaspid thuộc giống Polybranchiaspis. Antiarchi gồm hai loài mới cuả giống Yunnanolepis : Y.bacboensis n.sp. với đường gờ rõ nét trên giáp thân và các nốt tô điểm thô, Y.deprati n.sp. với các nốt tô điểm mịn và không có đường gờ trên giáp thân. Chuchinolepis dongmoensis n.sp. thuộc nhóm Procondylolepiforme cuả Antiarchi với đặc trưng là tấm giáp lưng giữa sau (PMD) có dạng kéo dài. Vanchienolepis n.g.,n.sp. là loài mới cuả giống mới thuộc Sinolepis với đặc trưng là hai tấm giáp lưng trước bên (ADL) gặp nhau ở sát trước tấm giáp lưng giữa trước (AMD). Một dạng Antiarchi, có lẽ là dạng mới, với u lưng cao trên tấm giáp lưng giữa sau (PMD) cũng được phát hiện trong hệ tầng Sika. Hoá thạch Sarcopterygi thuộc giống Youngolepis và rất giống với Y.praecursor cuả Devon hạ ở Trung Quốc. Theo hình thái cuả sọ và hàm dưới khác nhau rõ nét thì có thể có hai loài mới khác nhau.

Tài liêu mới trên đây xác nhận tính tương đồng chặt chẽ cuả động vật có xương sống cuả hai phân vị địa tầng Sika, Bắc Bun ở Việt Nam và phân vị Cuifengshan (Lianhuashan-Nakaoling) ở Hoa Nam Trung Quốc. Sự có mặt cuả Sinolepidae trong điệp Bắc Bun ở Đồng Mỏ chứng tỏ sự phân nhánh sớm cuả nhóm này, được báo trước bằng hệ thống sinh cua nhóm.

TONG-DZUY Thanh, *Laboratoire de Géologie, Faculté de Géologie et Géographie, Université de Hanoï, Dong Da, Hanoï, Viêt Nam.*
P. JANVIER, *URA 12 du CNRS, Institut de Paléontologie, 8, rue Buffon, F — 75005 Paris.*

Abréviations — *Abbreviations*

ADL, plaque antéro-dorsolatérale — *anterior dorsolateral plate.*
adm, fosse pour les muscles adducteurs de la mandibule — *fossa for adductor mandibulae muscles.*
apc, angle prépectoral — *prepectoral corner.*
AVL, plaque antéro-ventrolatérale — *anterior ventrolateral plate.*
bl, « blister » — *blister.*
bm, bombement médian de la plaque MDP — *median hump of PMD plate.*
C, plaque centrale de la nageoire pectorale — *central plate of pectoral fin.*
cdart, condyle articulaire — *articular condyle.*
cdpbr, condyle parabrachial — *parabrachial condyle.*
ciart, crête infra-articulaire — *infra-articular crest.*
cio, canal sensoriel infraorbitaire — *infraorbital sensory-line canal.*
cita, citp, crête interne transverse antérieure, postérieure — *anterior, posterior transverse crest of thoracic armour.*
cm, canal sensoriel mandibulaire — *mandibular sensory-line canal.*
cmv, crête médiane ventrale — *median ventral crest.*
cnt, crête nuchale transverse — *transverse nuchal crest.*
cor, crocs coronoïdiens — *coronoid tusks.*
cplev, crête post-levator — *postlevator crest.*
cpop, canal sensoriel préoperculaire — *preopercular sensory-line canal.*
crcr, crête crescentiforme — *crescentiform crest.*
crim, crête inframarginale — *inframarginal crest.*
crl, crête latérale de la cuirasse thoracique — *lateral ridge of thoracic armour.*
crdl, crête dorsolatérale de la cuirasse thoracique — *dorsolateral ridge of thoracic armour.*
crobl, crêtes obliques de la cuirasse thoracique — *oblique ridges of thoracic armour.*
crpo, crête postorbitaire — *postorbital crest.*
crv, crête ventrale en U — *U-shaped ventral crest.*
crvl, crête ventrolatérale de la cuirasse thoracique — *ventrolateral crest of thoracic armour.*
cso, canal sensoriel supraorbitaire — *supraorbital sensory-line canal.*
d, décrochement de la surface d'une plaque — *step on the surface of a plate.*
dend, ductus endolymphatique — *endolymphatic duct.*
dpo, dépression préorbitaire — *preorbital depression.*
dt, dentaire — *dentary.*
epsoc, épaississement supraoccipital — *supra-occipital thickening.*
F, frontal — *frontal.*
fart, fosse articulaire — *articular fossa.*
fax, foramen axillaire — *axillary foramen.*
fd, fosse dorsale de l'aire brachiale — *dorsal fossa of brachial area.*
fena, p, fenêtre exonarinale antérieure, postérieure — *anterior, posterior exonarinal fenestra.*
fibr, fosse infrabrachiale — *infrabrachial fossa.*
flev, fosse pour les muscles levator du crâne — *fossa for the levator cranii muscles.*
fo, fenêtre orbitonasale — *orbitonasal fenestra.*
fpa, fosse pariétale de la dépression brachiale — *parietal fossa of brachial depression.*
fpbr, fosse parabrachiale — *parabrachial fossa.*
fs, fossette sensorielle — *sensory pit.*
fspp, foramens nerveux du sillon postpinéal — *nerve foramina to postpineal groove.*
fv, fosse ventrale de l'aire brachiale — *ventral fossa of brachial area.*
gal, squamation et fragments de bouclier de Galéaspide — *galeaspid squamation and shield fragments.*
It, intertemporal — *intertemporal.*
L, plaque latérale — *lateral plate.*
lv, lobe ventral de l'aire brachiale — *ventral lobe of brachial area.*
lpbr, lame postbranchiale — *postbranchial lamina.*

MDA, plaque médiane dorsale antérieure — *anterior median dorsal plate.*
MDP, plaque médiane dorsale postérieure — *posterior median dorsal plate.*
Ml, *Mm*, plaques marginales latérales et médiales de la nageoire pectorale — *lateral and medial marginal plates of pectoral fin.*
MV, plaque médiane ventrale — *median ventral plate.*
Nu, plaque nuchale — *nuchal plate.*
omd, orifice médian dorsal — *median dorsal opening.*
orb, orbite — *orbit.*
Pa, pariétal — *parietal.*
PDL, plaque postéro-dorsolatérale — *posterior dorsolateral plate.*
pi, bombement pinéal — *pineal elevation.*
pibr, processus infrabrachial — *infrabrachial process.*
PL, plaque postérolatérale — *posterolateral plate.*
plm, pit-line mandibulaire — *mandibular pit-line.*
plobl, pit-line oblique — *oblique pit-line.*
plPa, pit-line pariétale — *parietal pit-line.*
pltr, pit-line transverse — *transverse pit-line.*
PM, plaque postmarginale — *postmarginal plate.*
Pmx, encoche pour le prémaxillaire — *notch for the premaxillary.*
PNu, plaque paranuchale — *paranuchal plate.*
pob, processus obstantique — *obstantic process.*
PoF, postfrontal — *postfrontal.*
PP, plaque postpinéale — *postpineal plate.*
PPa, postpariétal — *postparietal.*
ppbr, processus parabrachial — *parabrachial process.*
PrM, plaque prémédiane — *premedian plate.*
prart, préarticulaire — *prearticular.*
prd, processus dorsal de l'aire brachiale — *dorsal process of brachial area.*
PrF, préfrontal — *prefrontal.*
prmva, *prmvp*, processus médian ventral antérieur et postérieur — *anterior and posterior median ventral processes.*
proc, dépression pour les processus neurocrâniens supra-occipitaux — *pits for the supraoccipital neurocranial processes.*
prpdl, processus ventral de la plaque PDL — *ventral process of PDL plate.*
prpo, processus postorbitaire de la plaque PP — *postorbital processes of PP plate.*
prPrM, processus ventral de la plaque PrM — *ventral process of PrM plate.*
prsp, processus spinal — *spinal process.*
PVL, plaque postéro-ventrolatérale — *posterior ventrolateral plate.*
rbr, récessus brachial — *brachial recess.*
recl, *recp*, récessus thoraciques latéral et postérieur — *lateral and posterior thoracic recesses.*
Rl, rostral latéral — *lateral rostral.*
Rm, rostral médian — *median rostral.*
rotoc, récessus otico-occipital — *otico-occipital recess.*
s, sillon vertical de la plaque ADL — *vertical groove of ADL plate.*
savl, sillon de la plaque AVL — *sensory-line groove of AVL plate.*
sban, région subanale — *subanal area.*
sc, sillon central — *central groove.*
scom, sillon commissural supraoccipital — *supra-occipital cross-commissural groove.*
scr, sillon crescentiforme — *crescentiform groove.*
sio 1-4, sillon infraorbitaire et ses ramifications — *infraorbital sensory-line groove and its ramifications.*
SL, plaque semi-lunaire — *semilunar plate.*
slp, sillon de la ligne latérale principale — *main lateral-line groove.*
sml, surface d'insertion pour les muscles levator sur le toit crânien — *insertion area for levator muscles on skull-roof.*

sobl, sillon oblique de l'aire brachiale — *oblique groove of brachial area.*
spdl, sillon dorsal de la plaque PDL — *dorsal sensory-line groove on PDL plate.*
spl, sillon sur la plaque PL — *sensory-line groove on PL plate.*
splm, sillon de la pit-line moyenne — *middle pit-line groove.*
spm, sillon postmarginal — *postmarginal sensory-line groove.*
spo, sillon postorbitaire — *postorbitol sensory-line groove.*
spp, sillon postpinéal — *postpineal sensory-line groove.*
spvl, sillon de la plaque PVL — *sensory-line groove on PVL plate.*
SrADL, MDA, MDP, surface de recouvrement pour les plaques ADL, MDA et MDP — *overlap areas for ADL, AMD and PMB plates.*
sso, sillon supraorbitaire — *supraorbital sensory-line groove.*
sx, sillon, peut-être supraorbitaire, de la plaque PrM — *possibly supraorbital sensory-line groove of PrM plate.*
Ta, Tp, tectal antérieur et postérieur — *anterior and posterior tectals.*
tb, tubercules — *tubercles.*
zno, zone nuchale obtectée — *obtected nuchal zone.*

Introduction

Les premiers restes de Vertébrés dévoniens du Viêt Nam furent découverts par Deprat dans la région de Yên Minh, entre les villages de Lung Co et Sika, et furent décrits par Mansuy (1915, pl. 1 : 2-5; v. aussi Tong-Dzuy & Janvier, 1987, fig. 1). Ces restes, provenant de « schistes argileux » sont sans doute à rapporter aux formes de la Suite de Bac Bun tant à Trang Xa qu'à Dông Mo. Forts de ce que nous connaissons désormais sur cette faune de Vertébrés, nous pouvons tenter une redétermination de ces premières pièces. La plaque MV attribuée par Mansuy (1915, pl. 1 : 2) à *Asterolepis*? pourrait, compte tenu de sa taille et de la finesse de son ornementation, être rapportée à *Yunnanolepis deprati* n. sp. (v. description p. 164). La plaque interprétée par Mansuy comme une AVL (Mansuy, 1915, pl. 1 : 3) serait peut-être plutôt un fragment d'une plaque PVL de *Chuchinolepis dongmoensis* n. sp. (p. 177). Enfin, les petits fragments attribués à un « Ostracoderme indéterminé » ou à *Homostius*? (Mansuy, 1915, pl. 1 : 4, 5) sont sans doute des fragments d'exosquelette de Galéaspide, soit la première figuration de ce groupe avant sa description en 1965!

A la suite de Deprat, ce n'est que dans les années 1960 que de nouvelles pièces de Vertébrés furent découvertes dans le Dévonien du Viêt Nam (Dovjikov, 1965; Tong-Dzuy, 1980; Tong-Dzuy *et al.*, 1986; Tong-Dzuy & Janvier, 1987). Le matériel décrit ici a été principalement récolté par l'un de nous (T. D. T.) en collaboration avec M. M. Nguyên Huu Hung et Doan Nhat Truong. Certaines pièces ont été récoltées par le second auteur (P. J.), dans le cadre d'une collaboration entre le Viên Khoa Hoc Viêt Nam (CNRS du Viêt Nam) et le CNRS français. Les numéros des pièces de ce matériel comprennent un sigle (VND = Viêt Nam Dévonien), un chiffre désignant le bloc sur lequel elles se trouvent, et une lettre désignant la pièce. Ce matériel appartient à la collection de Tong-Dzuy Thanh (Hanoï).

Dans cet article, les subdivisions stratigraphiques sont décrites selon la nomenclature en usage dans les documents sur la géologie du Viêt Nam (v. notamment Tong-Dzuy *et al.*, 1986) :

1. Pour la catégorie lithostratigraphique : *formation* (« hê tâng » en viêtnamien) a la même signification que ce terme dans l'usage occidental.

2. Pour les divisions chronostratigraphiques :

— *suite* (« diêp » en viêtnamien) = unité locale répartie dans la même zone de faciès ou la même région structurale ;

— *horizon* (« tâng » en viêtnamien) = unité régionale regroupant latéralement (synchroniquement) les suites ou les parties de suites, des formations caractérisées par des faciès différents et répartis dans une même région ; l'horizon est donc considéré comme l'étage régional ;

— *super-horizon* (« hop tâng » en viêtnamien) = unité régionale regroupant verticalement deux ou trois horizons caractérisant des étapes successives de l'évolution géologique d'une région à une époque définie.

CADRE GÉOLOGIQUE

1. Aperçu sur le Dévonien du nord du Viêt Nam

Les terrains dévoniens, largement répandus dans le nord du Viêt Nam, se répartissent nettement en deux régions, selon leurs séquences stratigraphiques, leurs faciès et leurs faunes : d'une part le Bac Bo (Tonkin ou nord du Viêt Nam) et d'autre part le Viêt-Laos (essentiellement le Viêt Nam central) qui se situent de part et d'autre de la suture du Song Ma (fig. 1). Dans le nord du Viêt Nam, les roches carbonatées sont très fréquentes dans les coupes, tandis que dans le Viêt Nam central, d'épaisses formations de grès et de schistes dominent les séquences, les roches carbonatées n'apparaissant qu'à partir du Givétien.

Les unités stratigraphiques du Dévonien du nord du Viêt Nam décrites par les géologues français, soviétiques et viêtnamiens (SAURIN, 1956, 1958 ; DOVJIKOV, 1965 ; TONG-DZUY *et al.*, 1988) sont maintenant bien datées et, grâce aux nouvelles recherches stratigraphiques et paléontologiques, regroupées en plusieurs horizons qui sont, de bas en haut : Sika (et son équivalent en faciès marin, le Membre à *Iridistrophia praeumbraculum*), Bac Bun, Mia Lé, Pac Nam, Nam Tat, Ha Lang et Toc Tat.

A l'est du Song Hong (Fleuve Rouge), l'Horizon de Sika consiste en sédiments de faciès réputé continental reposant en discordance soit sur du Cambrien supérieur, soit sur de l'Ordovicien supérieur. A l'ouest du Song Hong, en aval du Song da (Rivière Noire), les schistes noirs du membre inférieur de la Formation de Song Mua (Membre à *Iridistrophia praeumbraculum*) sont attribués au Dévonien basal et reposent en concordance sur les marnes du Silurien supérieur (Suite de Bo Hieng).

A l'Horizon de Bac Bun sont attribuées toutes les unités locales datées du « Siegénien » (Lochkovien-Praguien inférieur) par la faune à *Howittia wangi*. On réunit latéralement, en Horizon de Mia Lé, des sédiments marins renfermant une faune abondante de Coelentérés, Brachiopodes, Trilobites, etc. (faune à *Euryspirifer tonkinensis*) d'âge praguien-emsien inférieur.

Analysant les faciès des sédiments et les données biostratigraphiques, TONG-DZUY (1980) a proposé de corréler ces unités à leurs homologues de Chine du Sud : l'Horizon de Sika avec

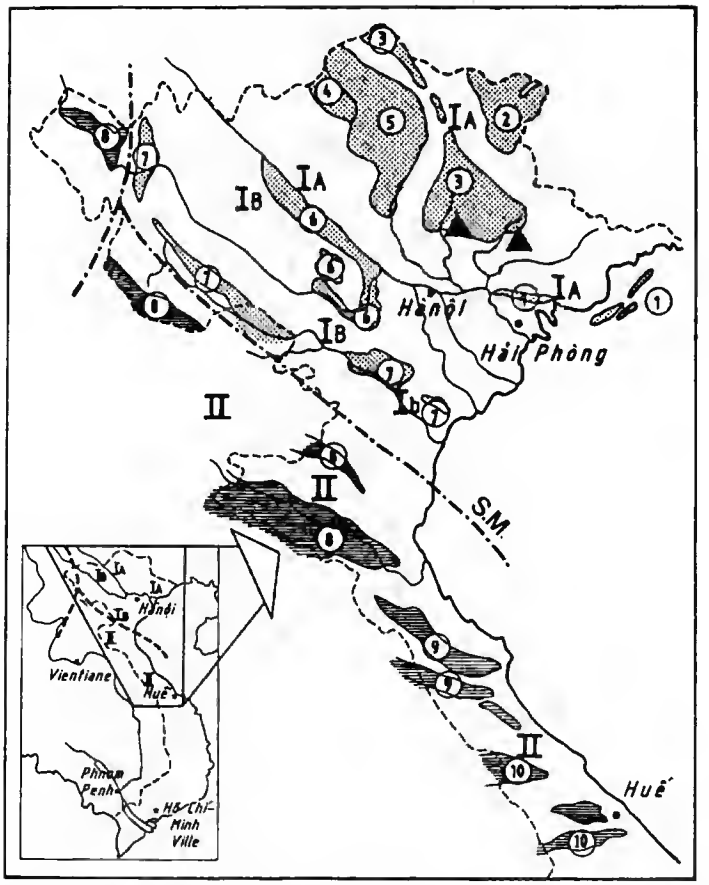


FIG. 1. — Extension du Dévonien dans la moitié nord du Viêt Nam. I : Viêt Nam du Nord ou Bac Bo ; IA, Nord-Est : coupes-types des faciès de Kinh Mon (1), Ha Lang (2), Song Hiem (3), Khao Loc (4) et Lo Gam (5) ; IB, Nord-Ouest : coupes-types des faciès de Song Mua (6) et Nam Pia (7). II : Viêt Nam central (Région Viêt-Laos) : coupes-types des faciès de Song Ca (8), Rao Cai (9) et Cu Bai (10). La pointe nord des triangles noirs indique les emplacements respectifs des gisements de Trang Xa (à l'ouest) et Dông Mo (à l'est). S.M., suture du Song Ma.

la Formation de Lianhuashan, l'Horizon de Bac Bun avec la Formation de Nakaoling et l'Horizon de Mia Lé avec la Formation de Yukiang.

Le Super-Horizon de Ban Pap comprend trois horizons, qui sont, de bas en haut : les Horizons de Pac Nam, Nam Tat et Ha Lang qui consistent généralement en calcaires stratifiés de couleur gris sombre et très largement répandus dans le nord du Viêt Nam. Ils ont été décrits partiellement sous des noms divers : calcaire de Ban Hom, calcaires eifféliens, calcaires de Mo Tom, calcaires à *Amphipora*, sédiments d'âge eifélien-givétien, etc. (SAURIN, 1956 ; DOVJIKOV, 1965 ; TONG-DZUY *et al.*, 1986, 1988). L'Horizon de Pac Nam renferme une faune attribuée aux zones à *Nowakia zlichovensis* et *N. barrandei*. L'Horizon de Nam Tat a fourni des fossiles

d'âge eifélien et l'Horizon le plus élevé, celui de Ha Lang, est caractérisé par une faune abondante, notamment de Coelentérés, Brachiopodes, mais aussi par des Conodontes et Dacryoconarides d'âge givétien (faune à *Caliapora battersbyi*).

Les coupes du Dévonien dans le nord du Viêt Nam se terminent par des calcaires siliceux, schistes siliceux et calcaires griottes (Formation de Toc Tat et Ban Cai) réunis en un Horizon de Toc Tat d'âge Frasnien-Famennien.

2. Le Dévonien inférieur du faciès de Song Hiem

Le Dévonien du nord du Viêt Nam est défini par quelques types de faciès (fig. 1), caractérisés par les particularités de leurs séquences stratigraphiques. C'est le faciès de Song Hiem (Dévonien inférieur) qui a été le plus étudié.

Les affleurements du Dévonien inférieur sous faciès Song Hiem sont observés fréquemment de la frontière sino-viêtnamienne [régions de Dong Van, Song Nho Que, Quan Ba, Yen Minh (province de Ha Tuyên)] aux régions du Sud-Est [Ngan Son, Yen Lac, Song Cau, Quang Co, Trang Xa, Thaï Nguyên (province de Bac Thaï) et Bac Son, Van Linh, Dong Mo (province de Lang Son)]. Les caractéristiques des colonnes stratigraphiques du Dévonien inférieur sous faciès Song Hiem sont les suivantes (fig. 2) :

Formation de Sika

Le stratotype de cette formation se trouve le long du sentier entre les villages de Sika et Mia Lé, dans la région de Dong Van-Song Nho Quê, province de Ha Giang, près de la frontière sino-viêtnamienne. Reposant en discordance sur l'Ordovicien supérieur, la coupe-type de la Formation de Sika comprend :

— un conglomérat de base de couleur rouge à gris sombre composé de galets calcaires et siliceux et épais de 5 m ;

— des schistes rouges lie-de-vin avec des intercalations de grès à grains fins contenant des débris de Brachiopodes attribuables au genre *Howittia* et des restes de Vertébrés indéterminés ; leur épaisseur est de 150 m ;

— des schistes bruns à gris sombre et des couches de grès à grains fins sur une épaisseur de 100 m ;

— des grès gris sombre, passant à une couleur rougeâtre par altération ; leur épaisseur est de 30 m.

Les terrains rouges de la Formation de Sika s'étendent largement sur le domaine du faciès Song Hiem et leurs composants plus ou moins complets affleurent dans les régions de Than Sa, Quang Co, Vo Nhai (province de Bac Thaï) où ils ont été considérés comme la partie inférieure de la Formation de Song Cau (Tran Van Tri *et al.*, 1977). Dans les régions de Bac Son, Van Linh, Dông Mo, ils affleurent au centre des anticlinaux, sous les calcaires dévoniens et du Paléozoïque supérieur.

A Khao Loc, près de Yên Minh (province de Ha Giang), quelques boucliers de

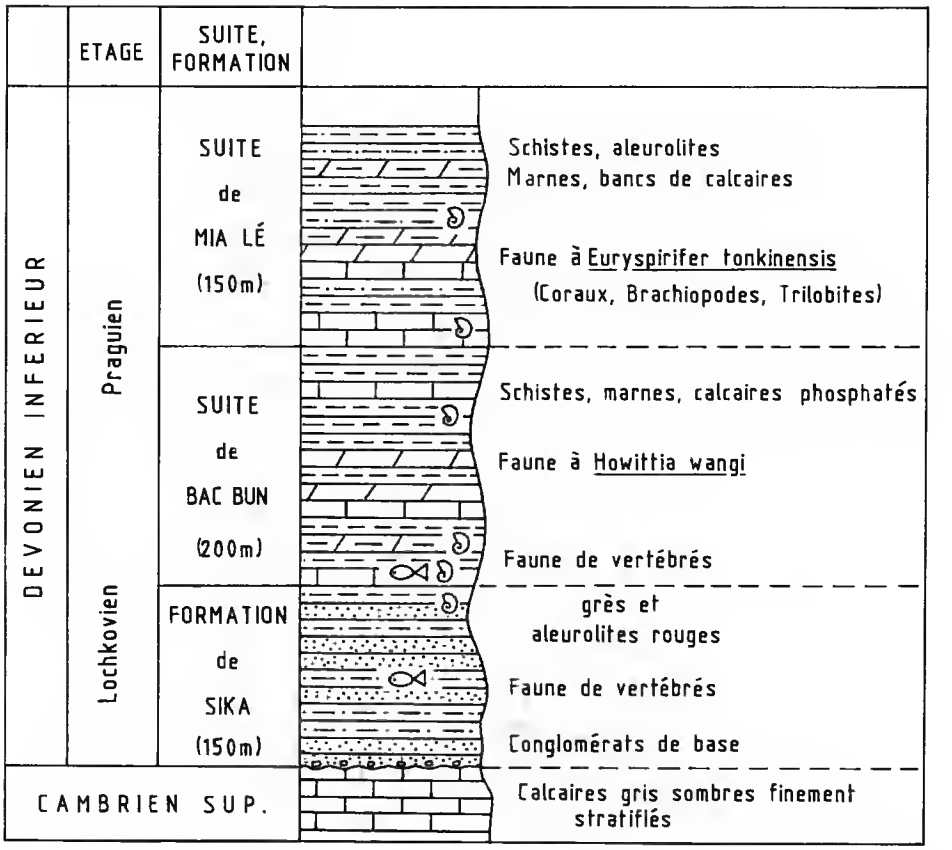


FIG. 2. — Coupe du Dévonien inférieur entre Dông Mo et Van Linh, faciès de Song Hiem, nord du Viêt Nam.

Galéaspides ont été rapportés à *Polybranchiaspis* cf. *P. gracilis* Cao (TONG-DZUY & JANVIER, 1987, fig. 3), une espèce connue en Chine dans la base de la Formation de Cuifengshan (CAO, 1985). Au village de Tong Lot, à 7 km à l'ouest de la gare de Dong Mo (province de Lang Son), les schistes altérés de Sika ont livré *Yunnanolepis* cf. *Y. parvus*? Zhang (v. p. 173), un Antiarche indéterminé pourvu d'un grand processus spinal sur la plaque MDP (v. p. 193) et de nombreux restes de *Youngolepis* sp. (v. p. 197). Quelques plantes fossiles ont été découvertes dans la région de Song Cau-Quang Co et rapportées à *Eogaspesiea gracilis* Daber (TRAN VAN TRI *et al.*, 1977) et, au Song Nho Qué, *Bytrotrephis* aff. *antiqua* Hall (SAURIN, 1956).

Suite de Bac Bun

Le stratotype de la Suite de Bac Bun a été choisi dans la même région que la Formation de Sika. En concordance sur cette dernière reposent :

— des schistes sombres, gris-bleus, parfois plus ou moins calcareux (150 m), renfermant *Howittia wangi* (Hou);

— des argilites et aleurolites gris sombre, devenues rosâtres à brun clair par altération (190 m) et contenant *Mytilarca* (*Plectomytilus*) *oviformis* Hall, *Howittia wangi* (Hou), *Mucrospirifer*? *bacbounensis* (Mansuy).

Près de Ban Thang et Tong Vai (région de Khao Loc, province de Ha Giang), des séquences se distinguent par une alternance de schistes calcareux et de marnes (120 m) fournissant *Stropheodonta subinterstrialis* Kozlowski, *Cymostrophia* cf. *tinhi* Zuong, *Orbiculoides* sp. Vers le sud, les affleurements de la Suite de Bac Bun sont relativement plus fréquents, mais ils ont été considérés auparavant comme des composants soit de la Formation de Song Cau (Tran Van Tri *et al.*, 1977) soit de la Suite de Mia Lé (Duong Xuan Hao *et al.*, 1980). Dans la région de Trang Xa, province de Bac Thaï, les roches sont plus calcareuses que dans la localité-type et la suite est devenue moins épaisse (200 m). Elle y a livré une faune abondante comprenant les Brachiopodes *Howellella mercuri* (Goss.) et *Howittia wangi* (Hou), les Tabulés *Favosites subnitellus* (Dubat.), *Emmonsia intricata* (Barrande), *Squameofavosites kolymeiensis* (Tchern.), *Thamnopora incerta* Regnell, *Caliapora nitida* (Chapman), le Dacryoconaride *Turmalites* aff. *bergeri* Ljash., ainsi que de rares restes de Vertébrés, dont *Youngolepis* sp. (pl. VII, 10).

Dans la région de Dông Mo-Van Linh (province de Lang Son), les coupes de la Suite de Bac Bun se caractérisent par l'intercalation de lentilles et de couches de calcaires avec les marnes et les schistes. Une faune de Vertébrés y a été découverte en association avec des Brachiopodes appartenant à la faune à *Howittia wangi* (c'est l'essentiel de la faune décrite dans le présent travail).

Suite de Mia Lé

Sa coupe-type a été décrite dans la même région que celle de la Suite de Bac Bun (Tong-Dzuy *et al.*, 1988) et comprend :

— des schistes gris sombre à gris bleuâtre (230 m) qui reposent sur la Suite de Bac Bun et renferment, dans leur partie moyenne : *Howittia* sp., *Mytilarca* (*Plectomytilus*) *oviformis* Hall, *Indospirifer* sp., et dans leur partie supérieure : *Euryspirifer tonkinensis* (Mansuy);

— une alternance de grés, aleurolites, et de rares bancs de marnes; les roches deviennent progressivement plus fines de grain vers le haut du membre où l'on observe des couches de schistes argileux intercalés avec des lits de marnes (170 m); les Brachiopodes sont assez fréquents et les plus caractéristiques sont : *Euryspirifer tonkinensis* (Mansuy) et *Dicoelostrophia annamitica* (Mansuy);

— une alternance de schistes gris bleuâtre, de marnes et de bancs de calcaires. Les

composants calcaires sont plus fréquents vers le haut du membre (50 m); la faune y est très riche en Coelentérés : *Favosites styriacus* Penecke, *F. saurini* Fontaine, *Squameofavosites cechicus* Galle, *Caliapora nitida* (Chapman), ainsi qu'en Brachiopodes : *Euryspirifer tonkinensis* (Mansuy), *Parachonetes zeili* (Mansuy), *Dicoelostrophia annamitica* (Mansuy), etc.

La Suite de Mia Lé est très répandue dans l'est du Bac Bo (Tonkin), notamment dans le faciès de Song Hiem. La faune (dite faune à *Euryspirifer tonkinensis*) est la plus riche du Dévonien du Viêt Nam, comprenant des centaines d'espèces de Coraux. Brachiopodes, Bivalves, Trilobites, etc. On peut noter ici quelques-unes des formes les plus caractéristiques. Coelentérés : *Favosites styriacus* Penecke, *F. goldfussi* d'Orbigny, *Squameofavosites cechicus* Galle, *Emmonsia intricata* (Pocta), *Echyropora grandiporosa* Tong-Dzuy, *Squameopora vukluci* Tong-Dzuy et Ta-Fuong, *Caliapora nitida* (Chapman), *Heliolites praeporosus* Kettn., *Tryplasma altaica* (Dybowsky), *Rhizophyllum yenlacensis* Tong-Dzuy; Brachiopodes : *Euryspirifer tonkinensis* (Mansuy), *Dicoelostrophia annamitica* (Mansuy), *Parachonetes zeili* (Mansuy), *Glossinotoechia princeps* (Barrande), *Leptaenopyxis bouei* (Barrande); Trilobites : *Proetus indosinensis* (Mansuy), *Plagiolaria orientalis* Maximova, *Ductina vietnamica* Maximova, *Gravicalymene blumenbachi* (Buch); Tentaculites : *Styliolina minuta* Bouc., *Megastyliolina striatissima* Bouc. et Prantl.

Cette faune de la Suite de Mia Lé indique un âge praguien et, peut-être, emsien inférieur.

Partie inférieure de la Suite de Na Quan

La Suite de Na Quan consiste en calcaires stratifiés de couleur gris sombre qui se subdivisent en deux parties, l'une inférieure contenant une faune emsienne, et l'autre supérieure contenant une faune eifélienne.

Dans la région de Dong Van-Song Nho Quê (province de Ha Giang), en concordance sur la Suite de Mia Lé, reposent les bancs de calcaires intercalés avec des schistes siliceux et attribués à la partie inférieure de la Suite de Na Quan. Ils contiennent une faune de Coelentérés : *Favosites goldfussi* d'Orbigny, *F. regularissimus* Yanet, *Parastriatopora champungensis* Tong-Dzuy; de Dacryoconarides : *Nowakia zlichovensis* Bouc., *N. barrandei* Bouc. & Prantl.; ainsi que de nombreux Conodontes de la zone à *perbonus* : *Polygnathus perbonus* (Phil.), *Bellodella devonica* (Stauf.), *Hindeodella equidentata* Rhodes, *Ozarkodina denckmani* Ziegler, *Panderodus unicostatus* (Branson & Mehl), *Spathognathodus steinhorneusis* Ziegler, *S. optimus* Mosk., *Trichonodella symetrica* (Branson & Mehl).

Vers le sud, les calcaires gris sombre de cette partie de la Suite de Na Quan sont largement répandus dans les régions de Ngan Son, Cho Moi, Than Sa, Trang Xa (province de Bac Thaï) et de Binh Gia, Bac Son, Dông Mo-Van Linh (province de Lang Son), mais on n'observe plus de schistes siliceux dans les coupes.

3. Les gisements de Vertébrés

La quasi-totalité des Vertébrés décrits dans cet article ont été récoltés par l'un des deux auteurs (T. D. T.) au printemps 1989 lors d'une expédition en collaboration avec

M. M. Nguyên Huu Hung et Doan Nhat Truong. Ces fossiles proviennent de deux gisements de la Formation de Sika et de la Suite de Bac Bun dans les régions de Dông Mo (province de Lang Son) et de Trang Xa (fig. 3).

Gisement de Dông Mo (fig. 3 B, C)

La gare de Dông Mo se situe sur le chemin de fer de Hanoï à Lang Son, à 120 km au nord de Hanoï. C'est à 5 km à l'ouest de cette gare, sur la route de Dông Mo à Tu Don, qu'affleure le Dévonien inférieur (fig. 2 A, 3 B). On y observe la succession suivante (fig. 2, 3 C) :

• A une centaine de mètres au-delà de la borne kilométrique n° 5 en allant de Dông Mo à Tu Don, la Formation de Sika qui affleure dans le talus a été recoupée par des roches éruptives (diabase) triasiques très altérées. On n'en voit que ses couches les plus élevées, composées de grès et aleurolites lie-de-vin contenant des débris de *Youngolepis* (point DS 04B, fig. 3 C).

L'affleurement le plus complet de la Formation de Sika se situe au bord du réservoir près du village de Cho Hoang (à 8 km de Dông Mo en allant vers Tu Don). C'est ici que l'on observe le contact en discordance entre le conglomérat de base de la Formation de Sika et les calcaires cambriens. L'ensemble de la formation, constituée de grès fins, d'aleurolites et rarement de schistes sur une épaisseur d'environ 150 m, rappelle le faciès « Vieux Grès Rouges » d'Europe.

A 500 m au nord du village de Tong Lot (situé au kilomètre 7 de la route Dông Mo-Tu Don), des roches très altérées et rapportées à la Formation de Sika ont livré des restes de Vertébrés conservés en empreintes : *Youngolepis* cf. *Y. praecursor* Zhang & Yu, *Yunnanolepis* sp. (cf. *Y. parvus* Zhang, p. 174) et un Antiarche indéterminé pourvu d'un haut processus spinal (v. p. 195, point DS 07, fig. 3 B).

• A l'affleurement du kilomètre 5 (fig. 3 C), les premiers bancs de la Suite de Bac Bun consistent en marnes phosphatées (20 m) renfermant une abondante faune de Vertébrés (point DS 04) très bien conservés, avec : *Polybranchiaspis* sp., *Yunnanolepis baebaensis* n. sp., *Y. deprati* n. sp., *Chuchinolepis dongmoensis* n. sp., *Vanchienolepis langsonensis* n. g., n. sp., *Youngolepis* cf. *Y. praecursor*. Plus haut, la coupe comprend une alternance de marnes de schistes argileux et marneux et de bancs de calcaires. L'épaisseur de la Suite de Bac Bun dans cette région est estimée à environ 200 m. Les Invertébrés abondent dans ces niveaux, avec des Brachiopodes et des coraux appartenant à la faune à *Howittia wangi* (Tong-Dzuy *et al.*, 1988). Les espèces les plus fréquentes [*Howittia wangi* (Hou), *Schellwinella lantenoisi* (Mansuy)] se rencontrent déjà dans les schistes marneux sus-jacents aux bancs de marnes phosphatées à Vertébrés.

• La base de la Suite de Mia Lé apparaît dans cet affleurement avec un banc de calcaire renfermant des Coraux de la faune à *Euryspirifer tonkinensis* (fig. 3 C). Puis la suite continue avec une alternance de schistes et de marnes et quelques bancs de calcaires noirs. Les Invertébrés sont très abondants et appartiennent à la faune à *Euryspirifer tonkinensis* (v. Tong-Dzuy *et al.*, 1988).

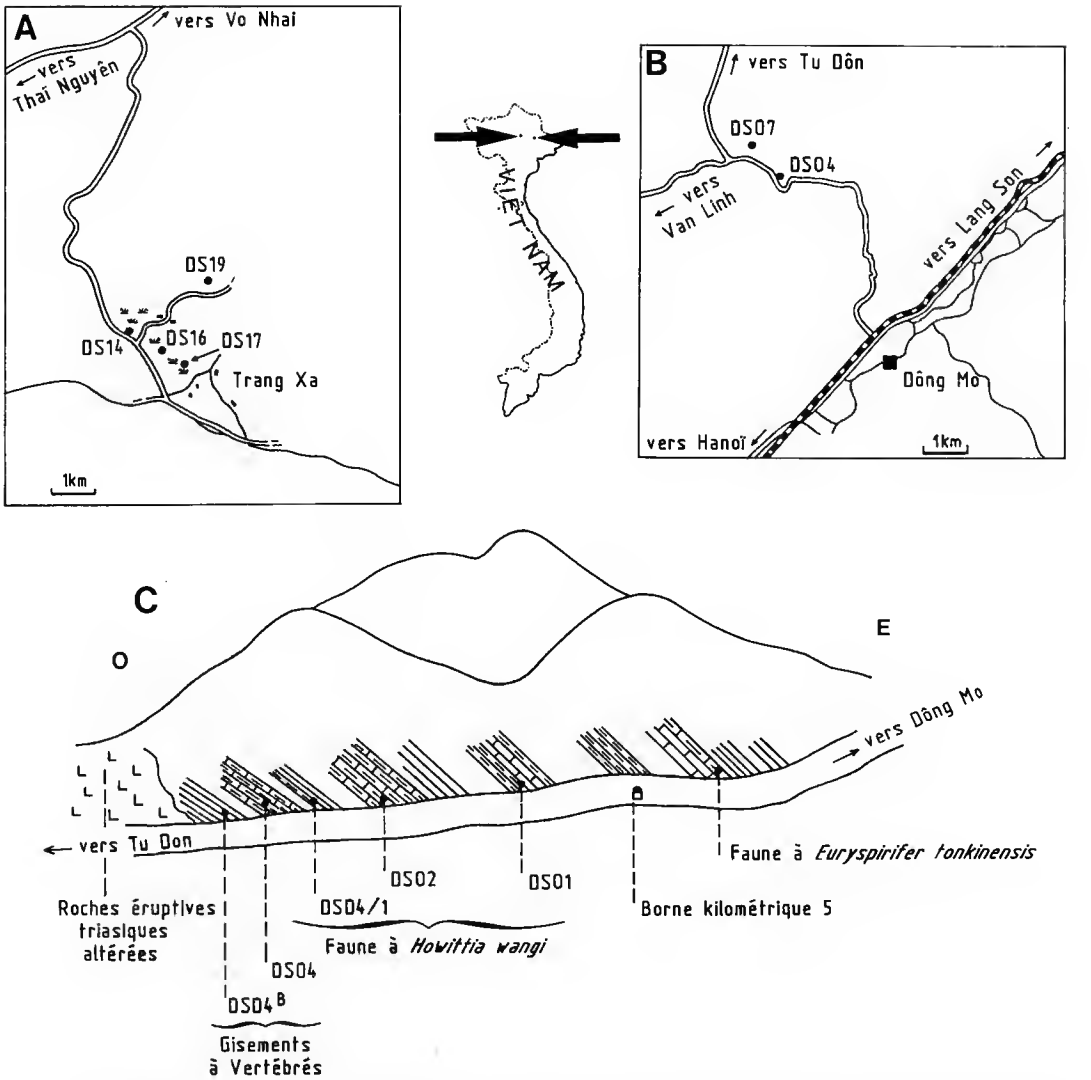


FIG. 3. — Localisation des gisements dans les régions de Trang Xa (A) et Dông Mo (B). C, coupe du Dévonien le long de la route de Dông Mo à Tu Don, au niveau de la borne kilométrique 5. Les numéros précédés de DS indiquent les points de récolte sur le terrain.

Gisement de Trang Xa (fig. 3 A)

La commune de Trang Xa (district de Vo Nhai,province de Bac Thaï) est située à environ 40 km au nord-est de Thai Nguyên, non loin de la route de Thai Nguyên à Lang Son (route 1B). Quelques débris de *Youngolepis* décrits ici ont été découverts à Trang Xa dans deux

niveaux de la Suite de Bac Bun. L'un (pl. VII, 9) vient des couches les plus basses de cette suite (DS 14), les autres ont été récoltés dans des niveaux plus élevés (DS 15, DS 17). Les échantillons DS 14 (VND 44) ont été trouvés près d'un barrage situé à 1 km au nord-est de Lang Den, sur la route de Dinh Ca à Trang Xa, dans les premiers bancs de calcaire phosphaté de la Suite de Bac Bun qui recouvrent en concordance les grès rouges de la Formation de Sika.

Les échantillons DS 15 proviennent des affleurements situés dans les rizières du village de Lang Den. Ils sont évidemment à des niveaux plus élevés que les précédents. En suivant le ruisseau vers Khuon Ruong, à quelques centaines de mètres du point DS 15, dans le lit-même du ruisseau, on rencontre des schistes calcareux et des marnes qui fournissent une abondante faune d'Invertébrés avec : *Emmonsia intricata* (Pocta), *Caliapora nitida* (Chapman), *Howittia wangi* (Hou), *Howellella mercuri* (Goss.), *Aseptalium guangxiensis* Wang, *Protathyris praecursor* Kozl., *Schellwienella lantenoisi* (Mansuy), ainsi que quelques débris de Vertébrés (*Youngolepis* sp.). C'est là le seul affleurement où Vertébrés et Invertébrés marins coexistent (pl. VII, 10).

En outre, les restes d'Antiarches et de Sarcoptérygiens (dont un Dipneuste) décrits par Tong-Dzuy & Janvier (1987) provenaient tous de Trang Xa et du même niveau de la Suite du Bac Bun que les échantillons du point DS 15.

ÉTUDE PALÉONTOLOGIQUE

Matériel et méthode

A l'exception des débris de *Youngolepis* conservés dans les grès rouges de la Formation de Sika, l'essentiel du matériel provient des schistes, calcaires ou marnes phosphatées plus ou moins altérés de la Suite de Bac Bun. Trois états du matériel se rencontrent : 1) dans la Formation de Sika, lorsque l'altération est maximale, la gangue est jaunâtre à orangée, très tendre, et les restes de Vertébrés ne sont conservés qu'à l'état d'empreintes (DS 07) ; 2) dans la Suite de Bac Bun, lorsque l'altération est modérée, la gangue est superficiellement grisâtre à rosâtre, et les restes de Vertébrés sont encore bien conservés, de couleur noire ; cet état est idéal pour la préparation ; 3) enfin, lorsqu'il n'y a pas d'altération, la roche est noirâtre, très sombre, très dure et les restes de Vertébrés y sont pratiquement impossibles à préparer. Le taux de phosphate dans ces sédiments est tel que tout dégagement à l'acide formique ou acétique est impossible sans endommager les restes osseux. Nous avons donc utilisé un fin jet d'air pulsé projetant divers abrasifs, dont des billes de verre de 45 microns de diamètre et de la poudre de dolomie. C'est ce dernier abrasif, utilisé seul, qui a donné le meilleur résultat. Les pièces conservées en empreintes ont été moulées avec de l'élastomère.

Étude systématique

La première description moderne de la faune de Vertébrés de la Formation de Bac Bun (Tong-Dzuy & Janvier, 1987) était fondée essentiellement sur le gisement de Trang Xa et

faisait état de l'abondance des Antiarches. Ceux-ci avaient été alors rapportés à « *Qujinolepis* » (= *Chuchinolepis*) et *Yunnanolepis*, deux genres largement représentés dans la Formation de Cuifengshan, dans le Yunnan (Chine) (K. J. CHANG, 1978; G. ZHANG, 1978; M. M. ZHANG, 1980). La présente étude, basée surtout sur le matériel du nouveau gisement de Dông Mo, confirme largement cette prédominance des Antiarches, bien que les restes de Sarcoptérygiens (*Youngolepis*) soient aussi assez abondants, surtout sous la forme d'écailles isolées.

Ce nouveau matériel de Dông Mo confirme aussi l'étroite ressemblance entre ces Antiarches du Viêt Nam et ceux du Dévonien inférieur de Chine. La plupart des différences entre les deux faunes se situent à ce qu'il est convenu de considérer comme le niveau spécifique, bien qu'un nouveau genre soit décrit et que quelques pièces suggèrent la présence de formes jusqu'alors non décrites en Chine.

La ressemblance entre cette faune de Dông Mo et celle du Dévonien de Chine est également accentuée par la présence de Galéaspides appartenant au genre *Polybranchiaspis*, largement répandu dans le Dévonien inférieur du Yunnan et du Guangxi (TONG-DZUY & JANVIER, 1987 : 10, fig. 4).

GALEASPIDA Halstead Tarlo, 1967

POLYBRANCHIASPIFORMES Liu, 1965

POLYBRANCHIASPIS Liu, 1965

Polybranchiaspis sp.
(Fig. 4; pl I)

Les fragments d'exosquelette de Galéaspides sont relativement abondants dans la Formation de Sika et la Suite de Bac Bun, mais rares sont les boucliers complets, tant est fragile leur exosquelette. Un seul spécimen permet une reconstitution de la partie antérieure du bouclier (fig. 4 A ; pl. I, 1). Il montre la face ventrale de l'exosquelette dorsal du bouclier, ainsi qu'une partie de son rebord latéral. On y distingue nettement l'ouverture médiane dorsale (*omd*, fig. 4 A1), l'orbite droite (*orb*, fig. 4 A1) et quelques canaux du système latéral. Malgré son mauvais état, ce spécimen permet de préciser certains points de la structure des Galéaspides.

L'exosquelette pénètre dans l'ouverture médiane dorsale (*omd*, fig. 4 A1 ; pl. I, 1), où son ornementation passe à des tubercules pointus, plus ou moins pyramidaux ou dirigés vers l'extérieur (*tb*, fig. 4 A2).

Les canaux du système latéral courent contre la base de l'exosquelette et sont limités ventralement par de l'os périchondral. On distingue clairement les deux canaux supraorbitaires (*cso*, fig. 4 A1) qui divergent à partir de la région pinéale, et une portion du canal infraorbitaire (*cio*, fig. 4 A). Il n'y a pas de foramen pinéal mais, dans la région pinéale, l'exosquelette montre des lignes de croissance concentriques selon un secteur limité latéralement par les deux canaux supraorbitaires (pl. I, 1).

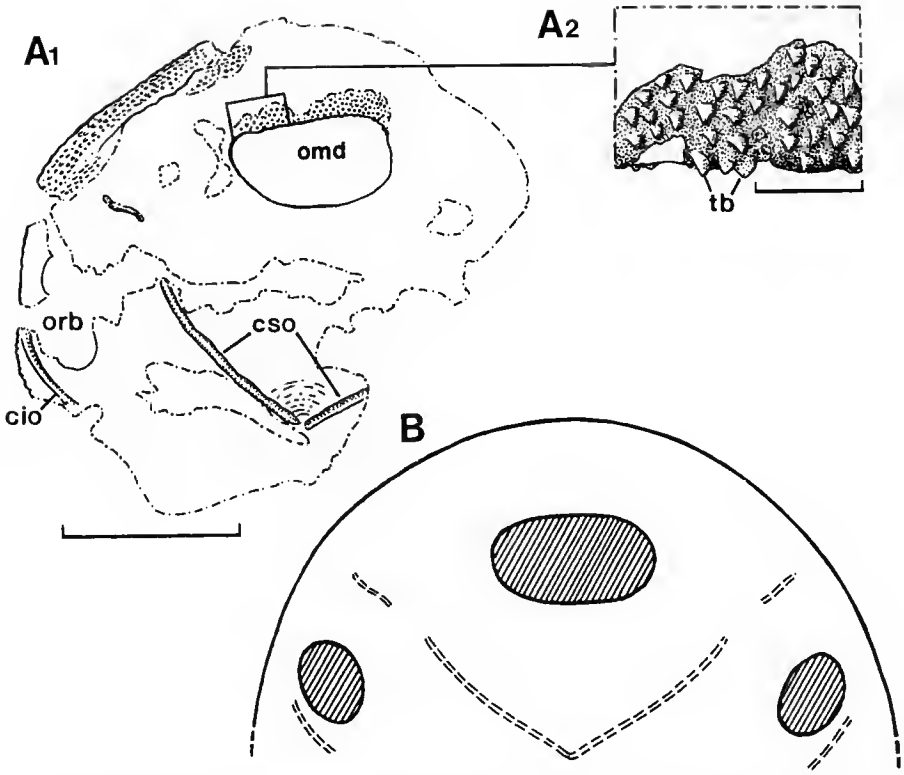


FIG. 4. — *Polybranchiaspis* sp. Suite de Bac Bun, Dông Mo : A, dessin à la chambre claire d'un bouclier dermique incomplet en vue interne (A1, VND 15 — DS 04), et détail de l'ornementation de la bordure interne de l'ouverture médiane dorsale (A2); B, essai de reconstitution du bouclier en vue dorsale, fondée sur le spécimen précédent. (Échelle : 10 mm.)

D'autres fragments d'exosquelette de Galéaspides de Dông Mo montrent clairement la présence d'un réseau vasculaire subaponeurotique entre l'exo- et l'endosquelette, comme chez les Ostéostracés et, dans une certaine mesure, les Gnathostomes.

L'attribution du spécimen VND 15 (pl. I, 1) au genre *Polybranchiaspis* n'est guère fondée que sur une ressemblance générale, tant par sa morphologie que par sa taille, avec la partie antérieure du bouclier des diverses espèces de ce genre décrites dans le Dévonien inférieur de Chine. Il est possible que cette forme de Dông Mo soit assez proche de celle de la Formation de Sika à Yên Minh (TONG-DZUY & JANVIER, 1987) et rapportée à *P. gracilis*, décrit par CAO (1985) dans la Formation de Cuifengshan en Chine.

Sur le bloc VND 20 (*gal*, fig. 6), quelques fragments de bouclier de Galéaspide sont associés à de petits lambeaux de squamation qui reposent sur une cuirasse thoracique de *Yunnanolepis bacboensis* n. sp. désarticulée. Ces lambeaux sont constitués de très petites écailles presque sphériques (pl. I, 5), disposées en rangées, comme celles décrites par S. T. WANG (1983) chez *Eugaleapis*.

L'histologie de l'exosquelette des Galéaspides a été décrite récemment par JANVIER (1990) sur la base de ce même matériel de Dông Mo. L'exosquelette du bouclier et les écailles sont constituées d'os acellulaire qui montre une zonation parfaitement horizontale (pl. I, 4). L'exosquelette est formé de petites unités polygonales accolées (pl. I, 2, 3), à la jonction desquelles s'intercalent çà et là des cavités ouvertes vers la face interne (pl. I, 4). A la transition entre le bouclier et la squamation, ces unités deviennent de plus en plus minces et les cavités basales de plus en plus larges, passant progressivement à des écailles totalement indépendantes (pl. I, 5, 6).

Contre la face interne de l'exosquelette courent deux types de canaux. D'une part les canaux du système latéral, larges, peu ramifiés et d'autre part les canaux vasculaires du plexus subaponeurotique. Il apparaît donc clairement que les canaux du système latéral n'étaient pas visibles en surface chez les Galéaspides.

PLACODERMI M'Coy, 1848

ANTIARCHA Cope, 1885

YUNNANOLEPIFORMES G. Zhang, 1978

YUNNANOLEPIDAE K. J. Chang, 1978

YUNNANOLEPIS Liu, 1963

Le genre *Yunnanolepis* fut créé par Y. H. LIU (1963) pour *Y. chii* Liu de la Formation de Lianhuashan (Dévonien inférieur) du Yunnan. Par la suite, G. ZHANG (1978) a décrit du même niveau une seconde espèce, *Y. parvus* Zhang, ainsi que deux autres genres monospécifiques apparemment voisins de *Yunnanolepis* — *Phymolepis* et *Zhanjilepis* — qui partagent avec *Yunnanolepis* une ornementation fortement tuberculée. *Yunnanolepis* et *Phymolepis* se distinguent par l'extrême simplicité de leur articulation brachiale, qui n'est représentée que par un petit récessus de la plaque AVL, tel qu'il est bien décrit par M. M. ZHANG (1980, fig. 3a-c). Il s'agit là d'un caractère primitif pour les Antiarches, qui ne définit pas un groupe monophylétique. Si *Phymolepis* se reconnaît aisément à sa plaque MDP, réduite et pourvue d'un processus postérieur arrondi, il n'est guère facile en revanche de définir le genre *Yunnanolepis* autrement que par un ensemble de caractères qui risquent fort de s'avérer être des caractères généraux d'Antiarches primitifs. Quant à *Zhanjilepis*, il n'est connu que par des plaques isolées à ornementation grossièrement tuberculée, mais la région de l'articulation brachiale de l'AVL est inconnue.

Dans le matériel de Dông Mo, la plupart des plaques isolées d'Antiarches ont une ornementation tuberculée plus ou moins grossière, bien différente de l'ornementation très fine, voire du manque d'ornementation des plaques de *Chuchinolepis* (p. 177, pl. V). Quelques cuirasses thoraciques articulées et quelques toits crâniens portent également cette même ornementation tuberculée. Par leurs proportions et leurs caractères morphologiques (région

brachiale, dépression préorbitaire, sillon sensoriel postorbitaire), ces pièces évoquent nettement les deux espèces de *Yunnanolepis* du Yunnan. Les seules différences notables entre les formes du Viêt Nam et celles de Chine résident dans la dépression préorbitaire, moins vaste et moins nettement losangique sur les formes du Viêt Nam (fig. 11-13), les crêtes longitudinales et obliques de la cuirasse thoracique moins marquées, et l'absence de processus ou de crête proéminente sur les plaques médianes dorsales (pl. III, 2A). L'attribution des pièces fortement tuberculées de Dông Mo (à l'exception des petites plaques de *Vanchienolepis* n. g., p. 189) au genre *Yunnanolepis* ne doit donc être considérée que comme provisoire et il est possible qu'une future révision détaillée et une analyse des caractères des espèces chinoises et viêtnamiennes conduisent au démantèlement du genre *Yunnanolepis* en fonction des relations de parenté de ses diverses espèces.

S'il est difficile de distinguer des différences notables entre les toits crâniens de *Yunnanolepis* isolés de Dông Mo, il est en revanche plus facile de mettre en évidence deux types de cuirasse thoracique (fig. 5, 8) que nous attribuons ici à deux espèces différentes du genre *Yunnanolepis*.

Yunnanolepis bacboensis n. sp.

(Fig. 5-7; pl. II)

Diagnose : *Yunnanolepis* à cuirasse thoracique relativement courte, à crêtes latérales longitudinales ou obliques bien marquées mais sans élévation importante au centre des plaques médianes dorsales. L'ornementation est constituée de tubercules grossiers parfois intercalés avec des tubercules plus petits.

Holotype : Cuirasse thoracique articulée mais écrasée (VND 32c, fig. 5 A; pl. II, 1).

Niveau-type : Suite de Bac Bun, Praguien inférieur, Dévonien inférieur.

Localité-type : Dông Mo, province de Lang Son, Viêt Nam.

Origine du nom : De Bac Bo, nom vietnamien du Tonkin ou nord du Viêt Nam.

Matériel : Cuirasse thoracique écrasée (VND 16b, fig. 7), cuirasse (VND 241), fragment postérieur de cuirasse thoracique (VND 27p), cuirasse thoracique incomplète, légèrement écrasée (VND 31a, pl. II : 2).

Des deux espèces de Dông Mo attribuées à *Yunnanolepis*, *Y. bacboensis* est sans doute la plus proche de celles du Yunnan, notamment par ses crêtes horizontales et obliques bien marquées sur la cuirasse thoracique, caractère vraisemblablement général pour l'ensemble des Antiarches primitifs. Son ornementation est assez grossière, surtout au niveau des bords latéraux et postérieurs de la cuirasse thoracique, et rappelle celle de *Y. parvus* G. Zhang (1978) et même de *Zhanjilepis* G. Zhang (1978). A la différence des formes du Yunnan, la plaque MDA ne présente qu'une très légère bosse médiane et la plaque MDP ne montre qu'un léger décrochement de sa surface vers l'arrière (fig. 5 B, 6), donnant l'impression d'un faible processus dorsal. Ce décrochement correspond latéralement à la constriction postérieure prononcée qui affecte les plaques PDL, PL et PVL (fig. 5 B).

DESCRIPTION

Bien qu'aucune cuirasse thoracique de *Y. bacboensis* ne soit conservée tridimentionnellement sans écrasement, il semble que celle-ci ait été courte et relativement élevée, telle que le montre la reconstitution proposée ici (fig. 5 B).

1 — *Plaque MDA* (fig. 5 B; pl. II, 2)

Cette plaque n'est guère connue que sur le spécimen VND 31a, où elle est toutefois mal conservée. Elle a la forme sublosangique de celle des autres Yunnanolépiformes et sa pointe antérieure est extrêmement aiguë, amenant ainsi les plaques ADL en contact l'une avec l'autre vers l'avant. Une élévation peu distincte marque son axe longitudinal.

2 — *Plaque MDP* (fig. 5 B, 6)

Elle est courte, massive, avec un net décrochement transversal postérieur qui délimite une marge postérieure plus basse que le reste de la plaque. Le bord postérieur de la zone surélevée est hérissé de tubercules pointus. Ce même décrochement se rencontre à divers degrés chez les formes du Yunnan où, poussé à l'extrême, il conduit à la morphologie si particulière de MDP de *Phymolepis* (G. ZHANG, 1978, pl. 6, 2).

3 — *Plaque ADL* (fig. 5 A, 6; pl. II, 1)

Elle est assez courte, avec un processus antérodorsal triangulaire et un processus obstantique assez marqué. On y note la présente d'une forte crête dorsolatérale, qui se poursuit postérieurement sur la plaque PDL (*crdl*, fig. 5 A, 6), ainsi qu'un bombement moins marqué, légèrement oblique, qui part de son angle postéroventral et s'estompe à l'approche du processus obstantique. Cette dernière crête est le prolongement antérieur de la crête latérale de la plaque PL (*crl*, fig. 5 A). Un sillon bien marqué (*s*, fig. 5 A, 6) descend verticalement du processus obstantique et se prolonge sur la lame dorsale de la plaque AVL. Un sillon identique a été décrit sur *Y. parvus* par M. M. ZHANG (1980, fig. 3c). La fosse articulaire (*fart*, fig. 6) est assez large, avec une crête infra-articulaire peu proéminente. Le sillon de la ligne latérale principale (*slp*, fig. 5 A, 6) passe ventralement par rapport à la crête dorsolatérale et très loin du bord ventral de la plaque.

4 — *Plaque PDL* (fig. 5 A, 6; pl. II, 1)

La crête dorsolatérale y est bien marquée (*crdl*, fig. 5 A), en particulier vers l'arrière, où elle se recourbe dorsalement, rejoignant le rebord du décrochement postérieur de la plaque MDP. Le sillon de la ligne latérale principale court le long de la crête dorsolatérale et bifurque vers l'arrière en une branche dorsale et une branche ventrale (*slp*, *spdl*, fig. 5 A, 6).

5 — *Plaque AVL* (fig. 5-7; pl. II, 1-2)

Cette plaque, relativement courte, présente un récessus brachial simple, limité latéralement par l'angle prépectoral (*rbr*, fig. 5 A, 6, 7). Le fond de ce récessus est entièrement tapissé

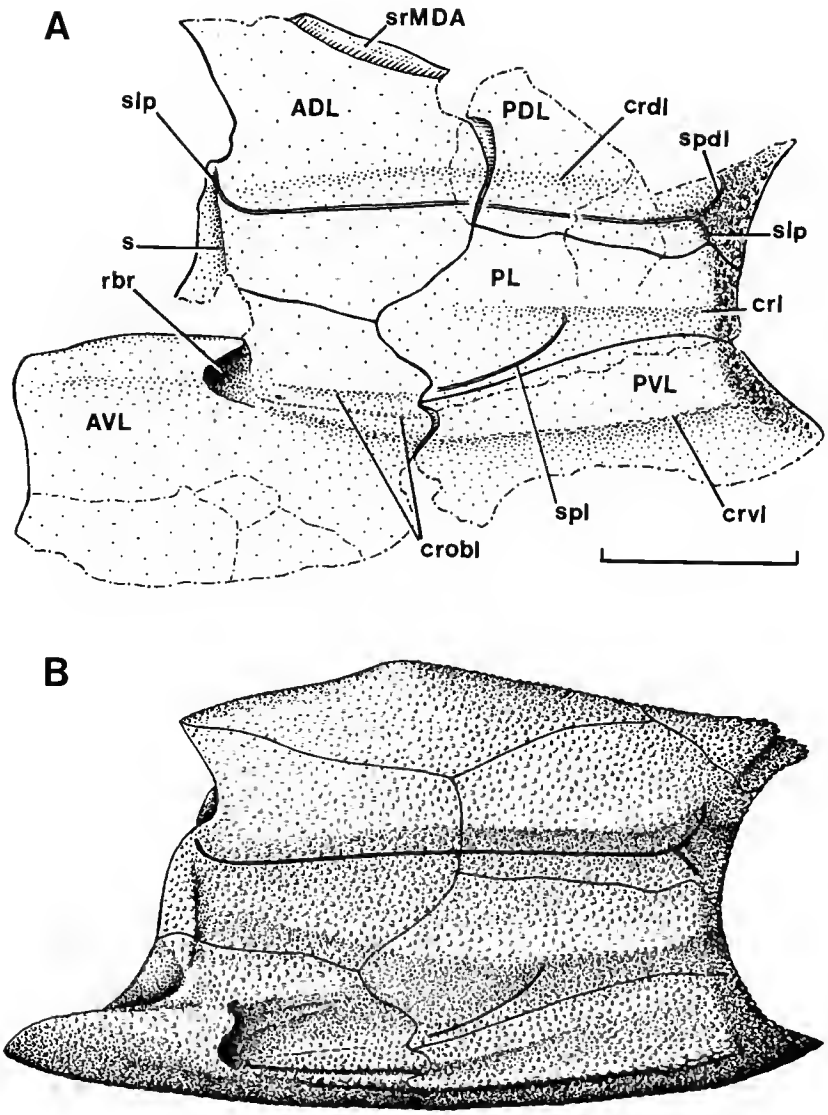


FIG. 5. — *Yunnanolepis bacboensis* n. sp. Suite de Bac Bun, Dông Mo : A, cuirasse thoracique écrasée, en vue latérale gauche (Holotype, VND 32c — DS 04), dessin à la chambre claire; B, essai de reconstitution de la cuirasse thoracique en vue latérale gauche, fondé sur l'holotype ainsi que sur les spécimens VND 16b et 20d. (Échelle : 10 mm.)

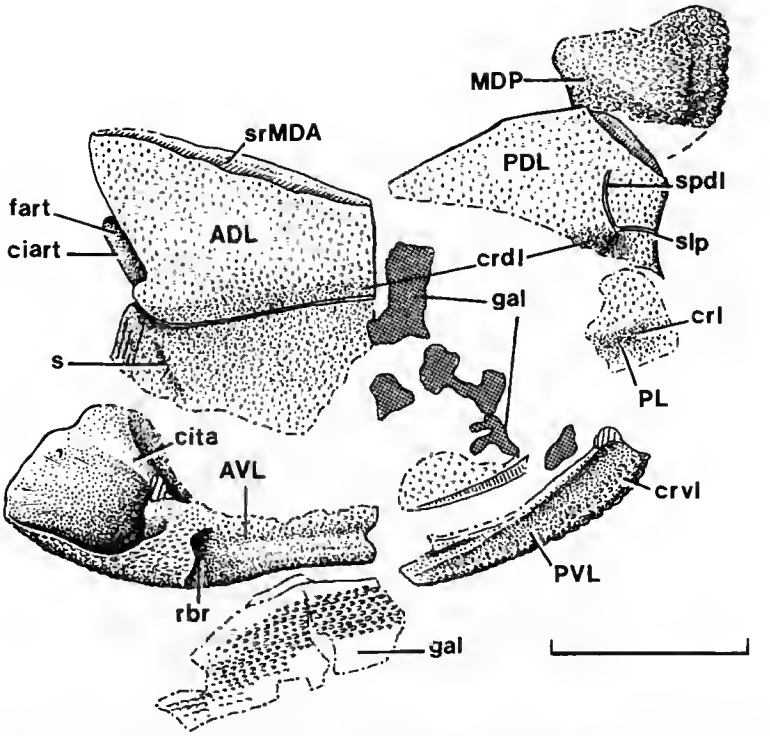


FIG. 6. — *Yunnanolepis bacboensis* n. sp. Suite de Bac Bun, Dông Mo. Cuirasse thoracique disloquée en vue latérale gauche (VND 20d — DS 04) partiellement recouverte ou associée à des fragments de bouclier ou des lambeaux de squamation de Galéaspide. (Dessin à la chambre claire. Échelle : 10 mm.)

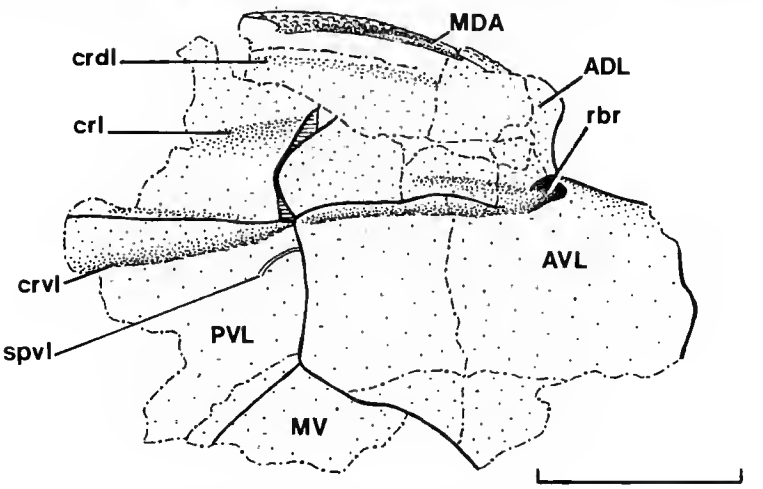


FIG. 7. — *Yunnanolepis bacboensis* n. sp. Suite de Bac Bun, Dông Mo. Partie antéroventrale droite d'une cuirasse thoracique écrasée (VND 16b — DS 04). (Dessin à la chambre claire. Échelle : 10 mm.)

d'os dermique sans ornementation et ne présente pas de perforation notable. De l'ouverture de ce récessus partent plusieurs crêtes : l'une, horizontale, longe le rebord ventrolatéral de la plaque (*crvl*, fig. 5 A , 7) et se prolonge sur la plaque PVL ; une autre, légèrement oblique, part du bord dorsal du processus brachial et rejoint la crête latérale de la plaque PL ; enfin, deux ou trois autres crêtes plus obliques moins marquées (*crobl*, fig. 5 A) radient à partir du récessus brachial et se prolongent sur la lame latérale de la plaque PVL ou de la plaque PL.

La crête interne transversale antérieure (*cita*, fig. 6) est bien marquée et délimite une région postbranchiale profonde, bordée latéralement par le rebord antérolatéral de l'AVL.

6 — *Plaque PL* (fig. 5 A, 6; pl. II, 1)

Cette plaque porte la partie la plus saillante de la crête latérale et présente une constriction postérieure. Dans sa partie ventrale se trouve une portion de sillon sensoriel surnuméraire (*spl*, fig. 5 A; pl. II, 1), sur l'holotype seulement.

7 — *Plaque PVL* (fig. 5 A, 6, 7; pl. II)

Elle possède une lame latérale relativement élevée, dont la partie postérieure porte une constriction qui ne se prolonge guère sur sa lame horizontale. La crête ventrolatérale est très saillante et ornée de gros tubercules pointus vers l'arrière (*crvl*, fig. 5 A, 6).

COMPARAISONS

Des deux espèces de *Yunnanolepis* de Dông Mo, *Y. bacboensis* est celle qui, par les crêtes très marquées de sa cuirasse thoracique, se rapproche le plus des espèces du gisement de Qujing (Yunnan). Elle diffère cependant de *Y. chii* par sa cuirasse beaucoup plus courte et son ornementation plus grossière, et de *Y. parvus* par l'absence de processus dorsal saillant sur la plaque MDP.

Yunnanolepis deprati n. sp.

(Fig. 8-10; pl. III, 1a, 2, IV, 9, 10)

DIAGNOSE : *Yunnanolepis* à cuirasse thoracique assez allongée et ne présentant pratiquement aucune crête latérale horizontale ou oblique, ce qui lui confère un modelé arrondi, en tonnelet; les plaques médianes dorsales n'ont aucune crête ou élévation médiane. L'ornementation est constituée de petits tubercules étroitement accolés.

HOLOTYPE : Cuirasse thoracique désarticulée (VND 26a, fig. 8 A; pl. III, 1a).

NIVEAU-TYPE : Suite de Bac Bun, Praguien inférieur, Dévonien inférieur.

LOCALITÉ-TYPE : Dông Mo, province de Lang Son, Viêt Nam.

ORIGINE DU NOM : Espèce dédiée à J. DEPRAT, jadis géologue au Service Géologique d'Indochine, qui découvrit les premiers restes de Vertébrés dévoniens du Bac Bo décrits par MANSUY (1915).

MATÉRIEL : Cuirasse thoracique incomplète (VND 34, fig. 9; pl. III, 2), plaque AVL isolée (VND 27o, pl. IV, 9), cuirasse thoracique incomplète (VND 24m, fig. 10; pl. IV, 10).

DESCRIPTION

1 — *Plaque MDA* (fig. 8-10; pl. III, 1a, 2a, IV, 10)

Cette plaque est oblongue, en feuille de laurier, présentant une suture sinueuse avec la plaque PDL. Elle est régulièrement bombée et ne montre aucune crête ni processus médian.

2 — *Plaque MDP* (fig. 8-10; pl. III, 2a, IV, 10)

Elle est courte, avec un bord postérieur arrondi, et ne présente aucun décrochement postérieur ni processus médian.

3 — *Plaque ADL* (fig. 8-9; pl. III, 1a, IV, 10)

Aussi longue que la plaque PDL, cette plaque présente un processus antérodorsal triangulaire. La fosse articulaire est large, et la crête infra-articulaire (*ciart*, fig. 8 A) peu proéminente. Le sillon de la ligne latérale principale (*slp*, fig. 8-10) court le long de la légère flexure longitudinale qui occupe la position de la crête latérale des autres Yunnanolépiformes.

4 — *Plaque PDL* (fig. 8 A, 10; pl. III, 1a, 2a, IV, 10)

La partie la plus proéminente de cette plaque se trouve dans sa partie postérieure, à l'emplacement de la partie postérieure de la crête dorsolatérale, à peine sensible ici. Ventralement par rapport à ce bombement court le sillon de la ligne latérale principale, qui se recourbe légèrement postérodorsalement. Une petite ligne courbe surnuméraire (*spdl*, fig. 9 A) part, à ce niveau, vers la plaque MDP.

5 — *Plaque AVL* (fig. 8 A, 9; pl. III, 1a, 2b, IV, 9)

A la différence de celle des autres Yunnanolépiformes, cette plaque ne présente pas de crête ventrolatérale saillante séparant la lame latérale de la lame horizontale. Le récessus brachial (*rbr*, fig. 8 A, 9 B) est très petit et de ses bords ventral et dorsal partent respectivement deux courtes crêtes délimitant la zone de mouvement de la nageoire pectorale (fig. 8 B). Il n'existe aucune trace de crêtes obliques à ce niveau.

6 — *Plaque PL* (fig. 8 A, 9 B; pl. III, 1a, 2b)

Très longue, cette plaque présente un bombement longitudinal assez marqué, correspondant à la crête latérale des autres Yunnanolépiformes (*crl*, fig. 8 A).

7 — *Plaque PVL* (fig. 8 A, 9 B; pl. III, 1a, 2b)

Cette plaque est presque totalement dépourvue de lame latérale. Celle-ci est limitée à une crête basse qui passe progressivement à la lame ventrale sans en être séparée par une crête ventrolatérale saillante (*crvl*, fig. 8 A).

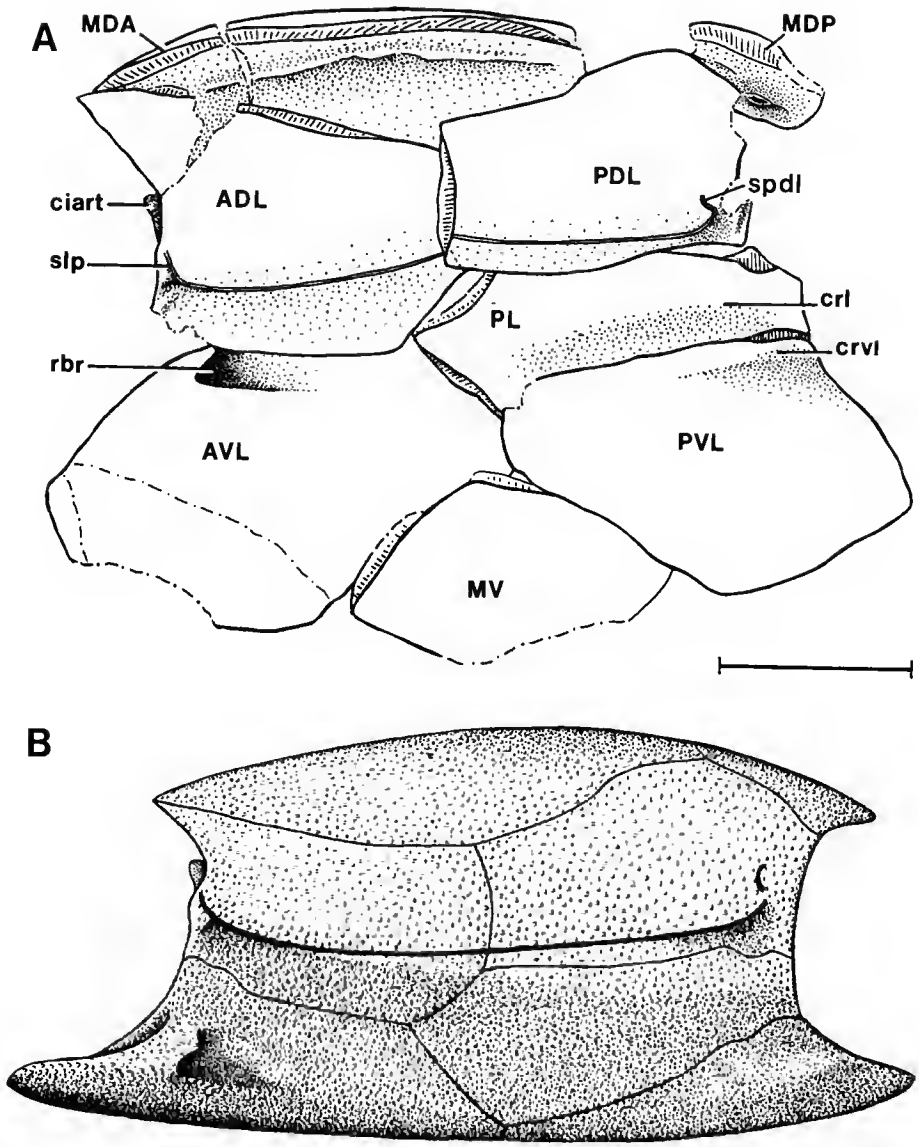


FIG. 8. — *Yunnanolepis deprati* n. sp. Suite de Bac Bun, Dông Mo : A, cuirasse thoracique disloquée en vue ventro-latérale gauche (holotype, VND 26a — DS 04) (dessin à la chambre claire après retrait du fragment de nageoire pectorale figurant sur la planche III, 1b) ; B, essai de reconstitution de la cuirasse thoracique en vue latérale gauche, fondée essentiellement sur l'holotype. (Échelle : 10 mm.)

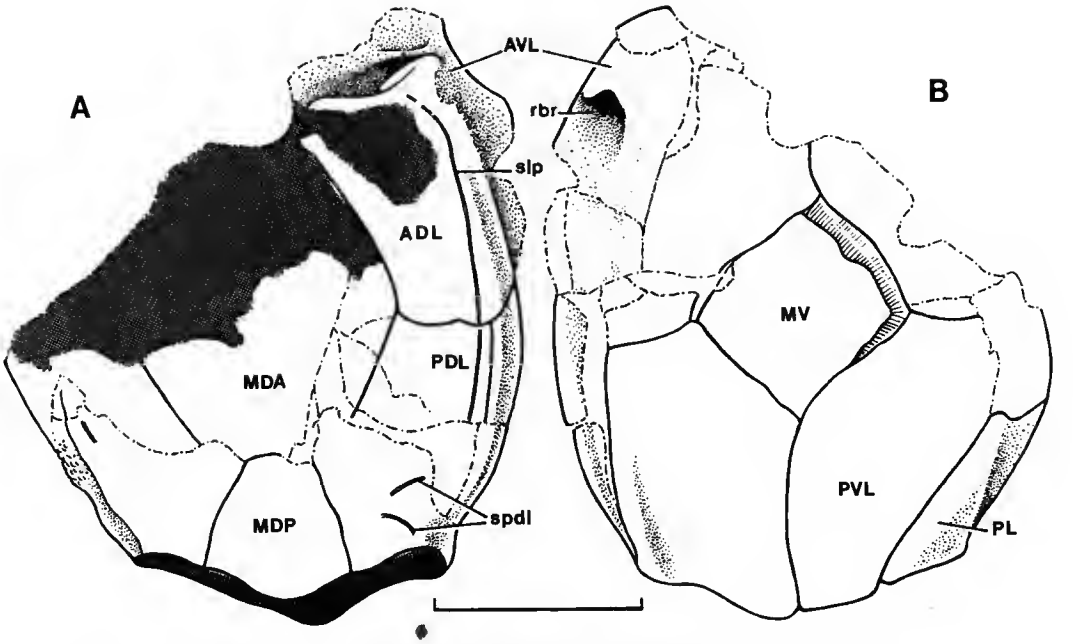


FIG. 9. — *Yunnanolepis deprati* n. sp. Suite de Bac Bun, Dông Mo. Cuirasse thoracique incomplète en vues dorsale (A) et ventrale (B) (VND 34 — DS 04). (Dessin à la chambre claire. Échelle : 10 mm).

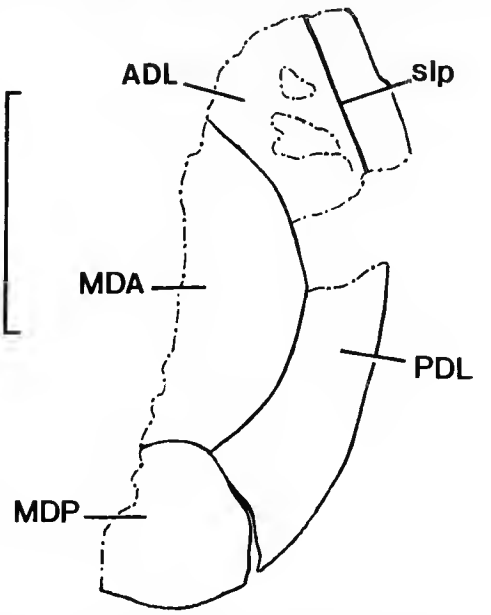


FIG. 10. — *Yunnanolepis deprati* n. sp. Suite de Bac Bun, Dông Mo. Cuirasse thoracique incomplète en vue dorsale (VND 24m — DS 04). (Dessin à la chambre claire. Échelle : 10 mm.)

8 — *Plaque MV* (fig. 8 A, 9 B; pl. III, 1a, 2b)

De contour losangique, légèrement plus longue que large, cette plaque a la même forme que chez les autres Yunnanolépiformes.

COMPARAISONS

Bien que possédant un récessus brachial de type *Yunnanolepis*, c'est-à-dire très simple, cette espèce diffère de toutes les autres espèces de ce genre par l'absence totale de crêtes saillantes horizontales ou obliques sur les parois latérales de la cuirasse thoracique (fig. 8 B). Tout au plus devine-t-on une légère flexure selon une ligne qui va de l'extrémité postérieure de la plaque PL à la région du processus obstantique de l'ADL, et qui correspondrait donc à la crête latérale des autres espèces (*crl*, fig. 8 A). Les proportions des plaques de la cuirasse thoracique sont également différentes, avec des plaques ADL et AVL aussi longues que les PDL et PVL. L'ornementation de toutes les plaques est constituée de tubercules moyens de dimensions très homogènes et très serrés.

L'absence de crêtes latérales sur la cuirasse thoracique peut être considérée comme un caractère dérivé pour cette espèce. En effet, ces crêtes, largement répandues chez les Yunnanolépiformes (*Y. chii*, *Y. parvus*, *Phymolepis*), se retrouvent aussi chez les Procondylolépiformes (v. *Chuchinolepis*, fig. 18 B) et même les Euantiarches primitifs (Sinolepidae). Elles constituent donc un caractère général des Antiarches.

Yunnanolepis sp.

La distinction la plus nette entre *Y. bacboensis* et *Y. deprati* est fondée sur les caractères de la surface externe de la cuirasse thoracique. Malheureusement, aucun toit crânien n'a été trouvé en connexion avec l'une ou l'autre des cuirasses thoraciques, sauf sur le spécimen VND 40 (fig. 15; pl. IV, 12), dont seul le moule interne est conservé et dont, par conséquent, l'attribution à l'une ou l'autre des deux espèces est impossible. Pour cette raison, nous décrirons ici sous le nom de *Yunnanolepis* sp. toutes les pièces autres que les éléments de cuirasse thoracique en vue externe que l'on peut attribuer à ce genre par leurs caractères, leurs proportions ou leur ornementation.

1 — *Toits crâniens*

Plusieurs toits crâniens plus ou moins complets sont attribuables au genre *Yunnanolepis* par leur ressemblance générale avec *Y. chii* et *Y. parvus* du Yunnan : même contour vaguement penta- ou heptagonal, même dépression préorbitaire de forme losangique, même présence quasi constante du sillon sensoriel postorbitaire, même trajet des sillons infraorbitaire et supraorbitaire (fig. 11-14; pl. IV, 1, 3-5). L'unique différence, peut-être due à la variation individuelle, est la présence de deux petits sillons sensoriels sur la plaque postpinéale (*spp*, fig. 11-13), sillons qui n'ont jamais été observés sur les pièces du Yunnan. Une autre différence

peut être aussi constituée par la dépression préorbitaire moins profonde et moins nettement délimitée chez les espèces du Viêt Nam que sur celles du Yunnan.

Le spécimen VND 27g (fig. 11 A; pl. IV, 4) est le mieux conservé des toits crâniens et présente globalement les mêmes caractères généraux que ceux de *Y. chii* et *Y. parvus*, tant dans les proportions relatives des plaques que dans le trajet des sillons sensoriels. La fenêtre orbitonasale (*fo*, fig. 11 A) est assez petite, ovale, avec une légère constriction axiale, et la dépression préorbitaire (*dpo*, fig. 11 A) est limitée antérieurement par un bourrelet porté par les plaques prémédiane et latérales (*PrM*, *L*, fig. 11 A), mais ses limites latérale et postérieure sont beaucoup moins nettes que sur *Y. chii*, par exemple (G. CHANG, 1978), ce qui rapproche VND 27g de la situation rencontrée sur *Y. parvus* (G. ZHANG, 1978, fig. 4; M. M. ZHANG, 1980, fig. 1 A). Le fond de cette dépression est orné de petits tubercules qui deviennent d'autant plus grossiers que l'on s'éloigne de son centre.

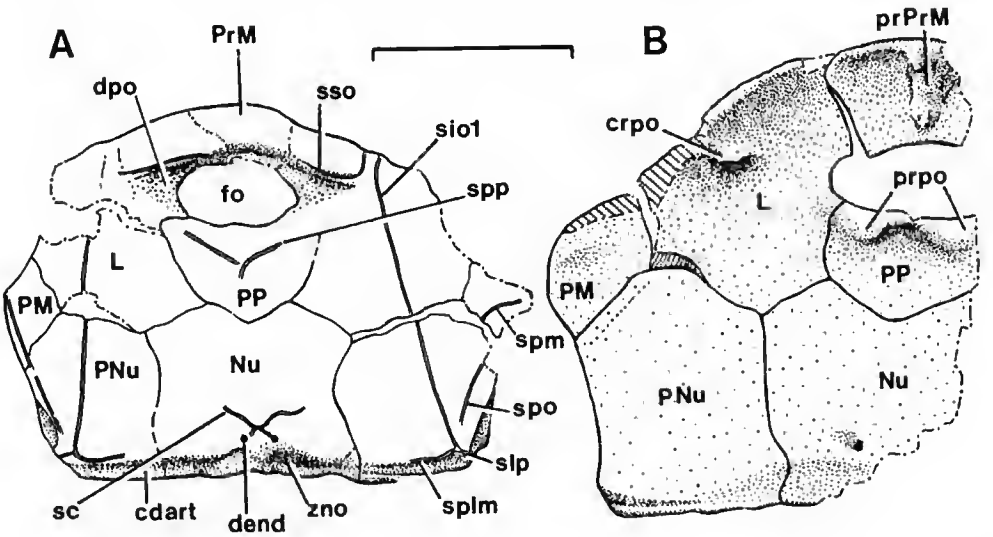


FIG. 11. — *Yunnanolepis* sp. Suite de Bac Bun, Dông Mo : A, toit crânien en vue dorsale (VND 27g — DS 04); B, toit crânien en vue ventrale (VND 26b — DS 04). (Dessins à la chambre claire. Échelle : 10 mm.)

Le sillon supraorbitaire (*sso*, fig. 11 A) pénètre dans la dépression préorbitaire au niveau de la partie antérieure de la fenêtre orbitonasale et court sur la face postérieure du bourrelet de la plaque prémédiane. Antérolatéralement, ce sillon rejoint le bord du toit crânien. De même, le sillon infraorbitaire (*sio1*, fig. 11 A) se termine antérieurement par une branche antérolatérale qui rejoint également le bord du toit crânien. Bien que cette disposition des sillons sensoriels soit identique à celle décrite par G. ZHANG (1978) et M. M. ZHANG (1980) sur les formes du Yunnan, il convient de noter qu'elle est soumise à une importante variation individuelle. Par exemple, le spécimen VND 17d (fig. 12 A; pl. IV,5), un toit crânien incomplet, montre un sillon médial inhabituel (*sio3*, fig. 12 A3) qui court parallèlement au sillon supraorbitaire (*sso*, fig. 12 A3) vers la dépression préorbitaire. Il correspondrait donc au sillon recourbé

médialement qui prolonge de manière constante la partie antérieure du sillon infraorbitaire chez *Chuchinolepis* (fig. 17 A-D). Deux courts sillons sensoriels divergent sur la plaque PP (*spp*, fig. 11 A, 12 A) de tous les toits crâniens dont cette région est conservée. On retrouve ces mêmes sillons sur *Chuchinolepis* (fig. 17 A1 ; pl. V, 2), mais ils n'ont jamais été décrits sur les formes chinoises.

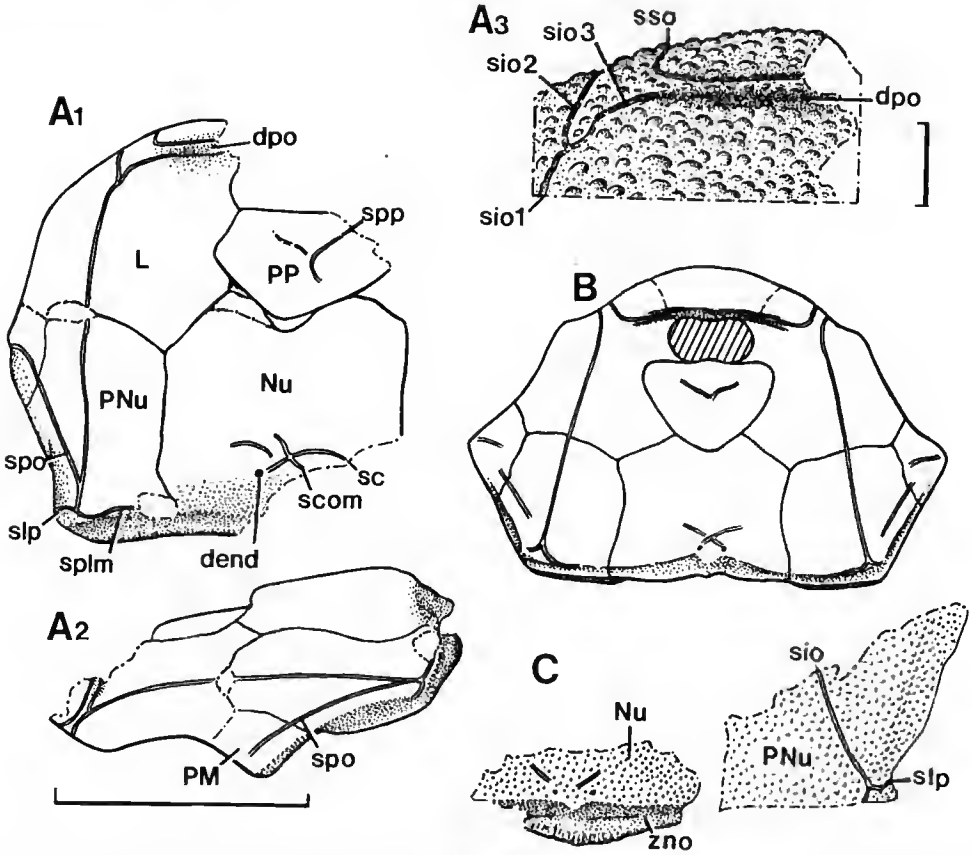


FIG. 12. — *Yunnanolepis* sp. Suite de Bac Bun, Dông Mo : A, toit crânien incomplet en vues dorsale (A1) et latérale gauche (A2), et détail de la partie antérolatérale (A3) (VND 17d — DS 04) (dessin à la chambre claire) ; B, essai de reconstitution du toit crânien en vue dorsale, basée principalement sur le spécimen VND 271(fig. 11 A) ; C, fragment postérolatéral d'un toit crânien (VND 17c — DS 04) (dessin à la chambre claire). (Échelle : 10 mm et 1 mm pour A3).

Le spécimen VND 25a (fig. 13 ; pl. IV, 1) est un grand toit crânien plaqué contre l'holotype de *Chuchinolepis dongmoensis* n. sp. (pl. V, 1). Il montre une dépression préorbitaire peu étendue et limitée antérieurement par un très épais bourrelet de la plaque PrM. Il montre également, par la taille relativement petite de la fenêtre orbitonasale (*fo*, fig. 13), qu'il devait exister une légère allométrie entre cette dernière et l'ensemble du toit crânien, comme le suggéraient déjà les spécimens décrits par G. ZHANG (1978, pl. 1 : 1, 2). Ainsi, la surface totale

du toit crânien devait-elle croître plus vite que celle de la fenêtre orbitonasale. Sur ce même spécimen, on remarque deux petits sillons divergents sur la plaque PrM. Il pourrait s'agir de la ligne supraorbitaire (*sso*?, fig. 13 A) qui occuperait ici une position très médiale, comme chez *Y. parvus* (M. M. ZHANG, 1980, fig. 1a). Notons toutefois que, sur une plaque PrM isolée attribuée ici à *Chuchinolepis* (fig. 17 E; pl. V, 6), il existe également deux petits sillons divergents semblables (*sx*), mais encore plus médiaux, et qui sembleraient coexister avec le sillon supraorbitaire. Ce toit crânien montre aussi clairement que le fond de toute la dépression préorbitaire, y compris dans sa partie la plus médiale, est tapissé de minuscules tubercules. Enfin, le sillon postorbitaire (*spo*, fig. 11, 12 A, 13 B) est pratiquement constant sur tous ces toits crâniens, où il rejoint le sillon postmarginal (*spm*, fig. 11 A) sur la plaque PM. Le long du bord postérieur de la plaque PNu court le sillon de la pit-line moyenne (*splm*, fig. 11 A, 12 A, 13 B), qui rejoint probablement le sillon commissural supraoccipital (*scom*, fig. 12 A). Ces derniers, ainsi que les sillons centraux (*sc*, fig. 11 A, 12 A) dessinent un X sur la plaque Nu, en avant des ouvertures externes des conduits endolymphatiques (*dend*, fig. 11 A, 12 A1).

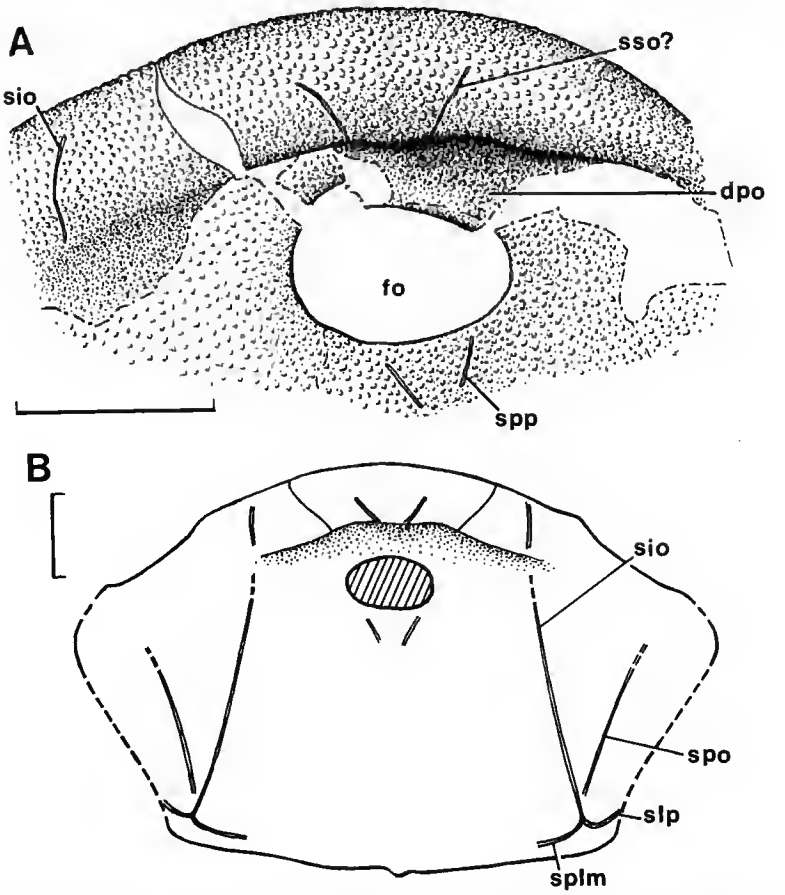


FIG. 13. — *Yunnanolepis* sp. Suite de Bac Bun, Dông Mo. Grand toit crânien incomplet (VND 25a — DS 04) : A, détail de la partie antérieure, vue dorsale (dessin à la chambre claire); B, essai de reconstitution. (Échelle : 10 mm.)

La face ventrale du toit crânien est observée sur plusieurs spécimens, en particulier VND 26b (fig. 11 B; pl. IV, 3) et VND 40 (fig. 15), et présente les mêmes reliefs que chez *Y. chii* (G. ZHANG, 1978*b*, pl. 1 : 3) : processus triangulaire médian sur la plaque PrM (*prPrM*, fig. 11 B, 14, 15 A), crête oblique postorbitaire (*crpo*, fig. 11 B, 14, 15 A) sur la plaque L, se terminant latéralement par le processus pour l'articulation de la plaque SM ou la PrL, processus postorbitaire pair sur la plaque PP (*prpo*, fig. 11 B, 14 A), récessus otico-occipital (*rotoc*, fig. 14 A) sur la plaque PNu, épaississement supraoccipital (*epsoc*, fig. 14 A) sur la plaque Nu, percé par les deux fosses pour les processus neurocrâniens supraoccipitaux (*proc*, fig. 14 A) et flanqué par les ouvertures internes des conduits endolymphatiques (*dend*, fig. 14 A).

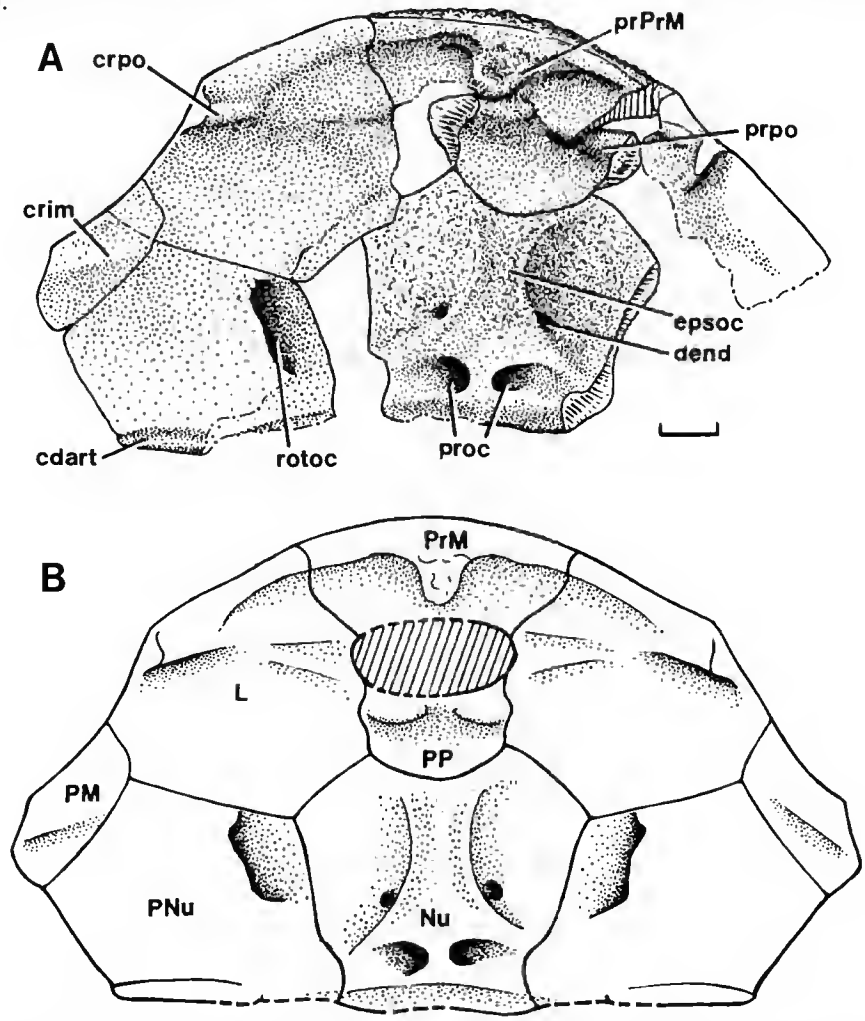


FIG. 14. — *Yunnanolepis* sp. ou *Vanchienolepis langsonensis* n. g., n. sp. Suite de Bac Bun, Dông Mo : A, toit crânien disloqué en vue ventrale (VND 43a — DS 04) (dessin à la chambre claire); B, essai de reconstitution fondée sur le spécimen précédent. (Échelle : 1 mm.)

Le spécimen VND 43a (fig. 14) mérite une attention particulière ; il s'agit en effet d'un très petit toit crânien en partie désarticulé, dont les proportions et les caractères généraux sont ceux de *Yunnanolepis*. Cependant, sa petite taille s'accorderait très bien avec la plupart des pièces de *Vanchienolepis langsonensis* n. g., n. sp. (p. 189, fig. 23-26). En outre, à peu de distance de ce toit crânien se trouvent quelques plaques isolées de *V. langsonensis*, notamment une plaque MDA (fig. 23 B ; pl. III, 7). Le peu d'ornementation visible de ce toit crânien montre des tubercules assez grossiers. La seule différence que l'on pourrait noter avec les toits crâniens de *Yunnanolepis* sont d'une part la plus grande concavité de sa surface interne et d'autre part la dépression centrale plus marquée sur l'épaississement supraoccipital de la plaque Nu (fig. 14 A).

2 — *Spécimen VND 40* (fig. 15 ; pl. IV, 12)

Le seul spécimen de Dông Mo présentant le toit crânien et la cuirasse thoracique articulés est malheureusement conservé à l'état de moule naturel interne (« Steinkern ») et provient des niveaux fortement altérés de la Formation de Sika (Point DS 07, à 0,5 km au nord du village de Tong Lot, fig. 3 B). En l'absence de toute information sur l'aspect de la surface externe de la cuirasse thoracique, il n'est guère possible de le déterminer spécifiquement. Toutefois, ses proportions et la face ventrale complète de sa cuirasse thoracique permettent de l'exclure des genres *Chuchinolepis* et *Vanchienolepis*. Le contour des sutures internes limitant la plaque MDA (fig. 15 A) diffère notablement de celui des deux autres espèces de *Yunnanolepis* décrites dans la Formation de Bac Bun. Cette plaque est en effet très courte et large, de contour presque carré, se rapprochant en cela de *Y. parvus* du Yunnan (M. M. Zhang, 1980, fig. 3b). De plus, cette plaque ne présente pas de crête interne médiane très marquée, à l'exception d'un court processus médian en position presque centrale (*prmva*, fig. 15 A). L'autre trait remarquable de ce spécimen, mais qui est sans doute partagé par la plupart des Yunnanolépiformes, est la présence de plusieurs récessus internes dans la paroi ventro-latérale de la cuirasse thoracique. Le plus vaste est celui qui est creusé dans l'épaisseur de la crête ventrolatérale, chevauchant les plaques AVL et PVL (*recl*, fig. 15 ; pl. IV, 12, b, c). Le moulage interne de ce « récessus thoracique » apparaît donc comme une masse distincte accrochée de chaque côté du moule interne principal de la cuirasse thoracique. En arrière, les plaques PL et PVL sont également creusées de récessus plus petits (*recp*, fig. 15 B) séparés par des crêtes longitudinales et verticales saillantes (dont la crête transversale interne postérieure, *citp*, fig. 15 B).

Le moulage naturel de la surface interne du toit crânien présente les principaux traits de celui des Yunnanolépiformes, dont la plupart sont sans doute des caractères généraux d'Antiarches. On notera en particulier la trace de nombreux petits foramens disposés en U sur la plaque PP (*fspp*, fig. 15 A) et qui livraient passage à des fibres du nerf latéral innervant les sillons postpinéaux (*spp*, fig. 11 A).

3 — *Plaques isolées*

De nombreuses plaques isolées sont attribuables à l'une ou l'autre des deux espèces reconnues de *Yunnanolepis*. Parmi elles, de petites plaques hexagonales ou pentagonales à ornementation assez grossière peuvent être attribuées à la couverture dermique des nageoires paires. Toutefois, les plus singulières de ces plaques isolées sont de petites plaques oblongues,

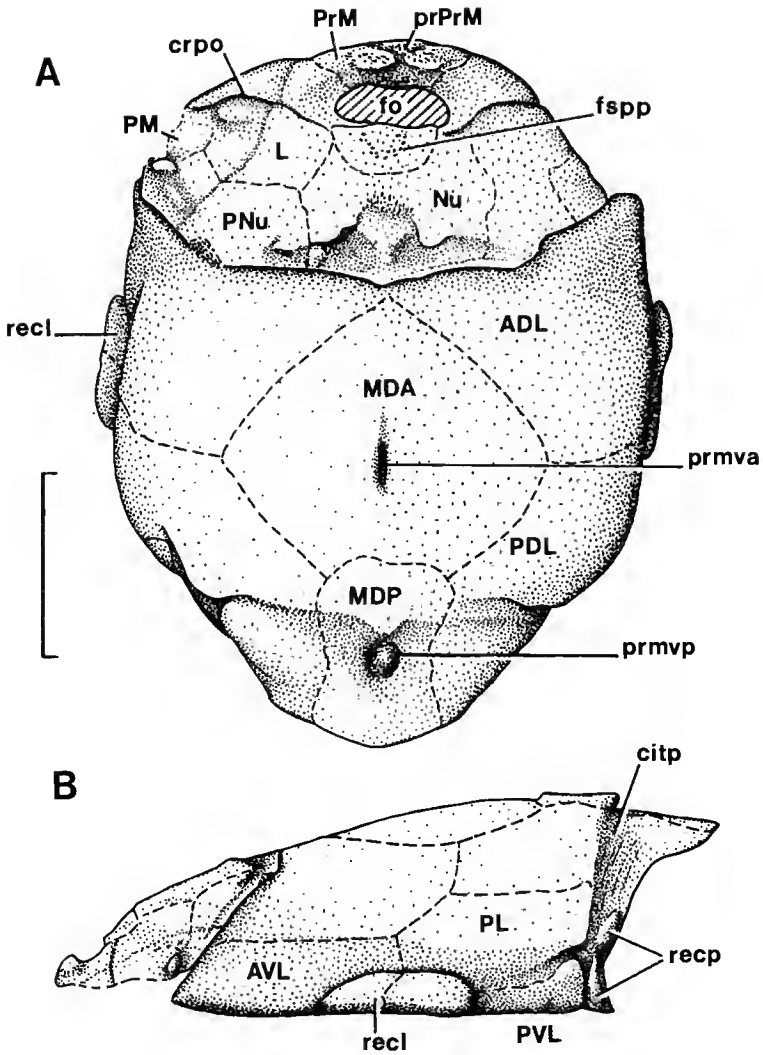


FIG. 15. — *Yunnanolepis* cf. *Y. parvus* Zhang, Formation de Sika, Dông Mo (Tong lot). Moulage interne de la cuirasse thoracique et du toit crânien associé (VND 40 — DS 07), en vues dorsale (A) et latérale gauche (B). (Dessin à la chambre claire. Échelle : 10 mm.)

fortement courbées transversalement et portant sur leur face externe deux sillons sensoriels qui évoquent fortement ceux de la plaque sousorbitaire de la plupart des autres Placodermes (fig. 16; pl. IV, 7, 8). L'un de ces sillons (*sio2*, fig. 16 B) est plus ou moins sinueux, en forme de S, tandis que l'autre (*sio4*, fig. 16 B) est en V ouvert vers le bord supposé ventral de la plaque. Ces plaques, dont l'ornementation assez grossière et les dimensions modestes suggèrent une appartenance à *Yunnanolepis* plutôt qu'à *Chuchinolepis* [à l'exception peut-être de VND 16c (fig. 16 A) dont l'ornementation assez fine se rapproche de celle de ce dernier genre] semblent donc bien être des plaques sousorbitaires, c'est-à-dire la plaque mentale des Euantiarches (cf. Stensiö, 1949; Young, 1984*b*), mais dont la fonction masticatrice ne serait pas encore aussi développée que chez ces derniers. En fait, aucune de ces plaques ne montre clairement un bord tranchant comparable à celui de la plaque mentale. La présence de sillons sensoriels assez constants sur ces plaques exclut qu'il s'agisse de postsousorbitaires ou de submarginales, plaques réputées dépourvues de lignes sensorielles. La présence d'un sillon sensoriel (du reste à peine visible) sur la plaque postsousorbitaire de *Y. parvus* signalée par M. M. Zhang (1980, pl. 3 : 1) demeure fort douteuse. Aucune de ces plaques n'ayant été retrouvée en connexion avec le toit crânien, l'interprétation donnée ici demeure donc hypothétique. Si elle est corroborée, le sillon en S serait alors le prolongement de la branche latérale (*sio2*) du sillon infraorbitaire.

Enfin, contrairement aux plaques isolées de *Chuchinolepis* et *Vanchienolepis*, celles de *Yunnanolepis* montrent une large diversité de dimensions. La plus grande de toutes les plaques

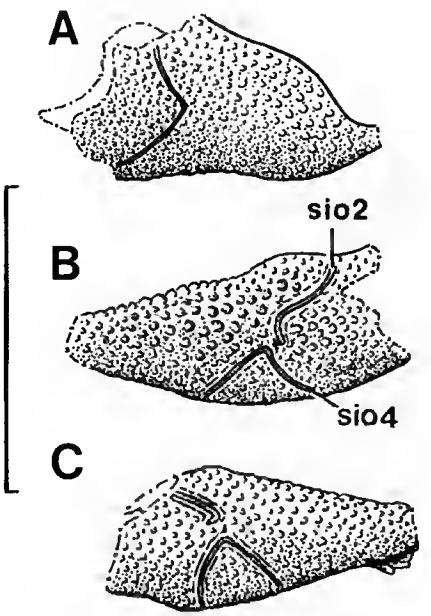


Fig. 16. — *Yunnanolepis* sp. Suite de Bac Bun, Dông Mo. Plaques présumées sousorbitaires isolées, en vue latérale : A, VND 16c — DS 04 (peut être aussi rapportée à *Chuchinolepis dongmoensis* n. sp.); B, VND 26c — DS 04; C, VND 24c. (Dessins à la chambre claire. Échelle : 10 mm.)

attribuées à ce genre est une ADL incomplète (VND 24r, pl. VI. 5) présentant une ornementation de gros tubercules clairsemés et dont la fosse articulaire est bien conservée. Elle a une épaisseur de 2,5 à 4,5 mm et, si l'on rapporte la largeur de sa fosse articulaire à celle, par exemple, du spécimen VND 31a (pl. II, 2), la longueur totale de la cuirasse thoracique correspondante serait de 22 à 25 cm, en supposant qu'il n'y ait pas d'allométrie de croissance à ce niveau.

4 — *Écailles isolées*

Un échantillon assez calcaire pour être attaqué à l'acide formique, et provenant du sommet de la Suite de Bac Bun à Trang Xa (DS 17C) a livré de nombreux fragments de plaques et des écailles isolées attribuables à des Yunnanolépiformes.

PROCONDYLOLEPIFORMES G. Zhang, 1984

CHUCHINOLEPIDAE K. J. Chang, 1978

[Qujinolepidae G. Zhang, 1978; Procondylolepidae G. Zhang, 1984]

CHUCHINOLEPIS K. J. Chang, 1978

Chuchinolepis K. J. Chang, 1978 : 296
Qujinolepis G. Zhang, 1978 : 173.
Qujinolepis Zhang, Tong-Dzuy & Janvier, 1987 : 176.

K. J. CHANG (1978) a créé le genre *Chuchinolepis* pour l'espèce *C. gracilis* K. J. Chang, 1978, de la Formation de Cuifengshan (Dévonien inférieur) du Yunnan, sur la base de plusieurs plaques isolées et caractérisées notamment par l'extrême finesse de l'ornementation superficielle. La même année, mais sept mois plus tard, le même auteur (dont la translitération latine du nom a été modifiée entre temps en ZHANG GUORUI) publie à nouveau le même matériel sous le nom de *Qujinolepis gracilis* (G. Zhang, 1978). Ce nouveau nom générique est créé à partir du même radical phonétique (Qujing = Chuching) faisant référence à la localité de Qujing, Yunnan. Le nom de *Chuchinolepis*, publié en janvier 1978, a donc priorité sur celui de *Qujinolepis*, publié en juillet 1978.

D'autre part, comme il est montré dans le présent travail, l'articulation brachiale de *Chuchinolepis* est rigoureusement identique à celle de *Procondylolepis qujingensis* (G. Zhang, 1984), connu dans le même gisement que *C. gracilis* et qui ne semble guère différer de *Chuchinolepis* que par une ornementation un peu plus grossière sur le bord antérolatéral de la plaque AVL. Toutefois, les spécimens de *Chuchinolepis* de Dông Mo, relativement complets, montrent qu'une ornementation plus marquée est présente en différents points de la cuirasse, notamment sur les crêtes ventrolatérales du thorax (fig. 17, 18; pl. V, 7). Il n'est donc pas impossible que des recherches plus poussées sur du matériel du Yunnan attribué à *Procondylolepis* fasse apparaître une synonymie entre ce genre et *Chuchinolepis*.

En ce qui concerne l'attribution familiale de ces genres, le même problème se pose. *Chuchinolepis* a été attribué à une famille propre, les Chuchinolepidae K. J. Chang, 1978, nom qui a aussi priorité sur Qujinolepidae G. Zhang, 1978. D'autre part, *Procondylolepis* a été également attribué à une famille propre, les Procondylolepidae G. Zhang, 1984. Là encore, compte tenu de l'étroite ressemblance des deux genres quant à la morphologie de la région brachiale, nous sommes enclins à les placer dans une même famille, celle des Chuchinolepidae. Enfin, l'ordre monofamilial des Procondylolépiformes (G. ZHANG, 1984) est conservé car son rang n'est pas concerné par les règles de synonymie du Code International de Nomenclature Zoologique.

Chuchinolepis est un Chuchinolepidae dont l'ornementation superficielle des os dermiques est pratiquement absente, ou extrêmement fine, sauf le long des crêtes latérales et ventrolatérales de la cuirasse thoracique, le long du bord postérieur de celle-ci, ainsi que sur la bordure antérieure du toit crânien. Partout ailleurs, la surface des os est remarquablement lisse, voire brillante. De ce fait, les sillons du système latéral se dessinent très nettement (pl. V, 2-5). Ces derniers présentent souvent des branches collatérales peu ou pas connues chez les autres Antiarches. Le toit crânien présente une morphologie probablement primitive pour l'ensemble des Antiarches. En revanche, la cuirasse thoracique est remarquablement allongée, en particulier au niveau des plaques postérieures (PDL, PL, PVL, MDP). Les plaques AVL, PVL et PL portent des crêtes saillantes, parfois ornementées de petits tubercules visibles à l'œil nu. On distingue deux crêtes horizontales, les crêtes latérale (*crl*, fig. 18 A) et ventrolatérale (*crvl*, fig. 17 A), ainsi que deux ou trois crêtes obliques (*crobl*, fig. 18 A), moins marquées et radiantes à partir de la région brachiale. Ces crêtes sont comparables — et probablement homologues — à celles décrites chez les Yunnanolépiformes (fig. 5 B; G. ZHANG, 1978; M. M .ZHANG, 1980) et sont sans aucun doute aussi un trait primitif des Antiarches.

Compte tenu de ces remarques, nous pouvons proposer pour le genre *Chuchinolepis* la diagnose émendée suivante :

Chuchinolepidae à ornementation très finement tuberculée, en grande partie invisible à l'œil nu, sauf sur les crêtes de la cuirasse thoracique et en bordure du toit crânien. Cuirasse thoracique assez allongée, du fait de l'importante longueur relative des plaques de la série postérieure (MDP, PDL, PL, PVL).

Chuchinolepis dongmoensis n. sp.

(Fig. 17-22; pl. III, 1, IV, 11, V, VI, 1-4)

DIAGNOSE : *Chuchinolepis* dont la plaque MDP présente une partie antérieure longue et étroite, et dont les proportions largeur/longueur sont de l'ordre de 2/3.

HOLOTYPE : Cuirasse thoracique incomplète, montrant les plaques AVL, PVL, ADL, PL, PDL et MDP (VND 25b; fig. 18 A; pl. V, 1).

NIVEAU-TYPE : Suite de Bac Bun, Praguien inférieur, Dévonien inférieur.

LOCALITÉ-TYPE : Tranchée de route entre Dông Mo et Tu Don au km 5 à partir de Dông Mo, Province de Lang Son, Viêt Nam (Point DS 04, fig. 3 C).

ORIGINE DU NOM : De Dông Mo, localité-type.

MATÉRIEL : Plaque supposée sousorbitaire (VND 16c, fig. 16 A), plaques PVLg et MDA (VND 16d, pl. VI, 3), PL (VND 16e), Nu (VND 17b, fig. 17 G), PVLg (VND 17g, pl. VI, 2), MDA (VND 18c, fig. 19 B, pl. VI, 4), ADLg (VND 19a, fig. 20 A), MDA (VND 19b, fig. 19 A, pl. V, 10), Nu (VND 20g, fig. 17 F), ADL (VND 20j), MDA (VND 20k), PrM (VND 21a, fig. 17 E, pl.V, 6), PL (VND 21c), PVLg (VND 22a), PVLd (VND 24b), PLd (VND 24d), PDLg (VND 24e), MDA incomplète (VND 24g), L g et d (VND 24ij, fig. 17 D, C, pl. V, 3, 5), AVLg (VND 24k), AVLd (VND 25c), AVLd (VND 25d, fig. 21 B, pl. VI, 1), Ld (VND 25e, pl. V, 4), AVLd (VND 26d, fig. 21 A, pl. III, 1a), PDLg (VND 26e, fig. 20 C, pl. V, 12), PLg (VND 26f, fig. 20 D, pl. V, 13), fragment de partie proximale de nageoire pectorale (VND 26h, fig. 22 A, pl. III, 1b), toit crânien déformé (VND 27a, fig. 17 A, pl. V, 2), plaque PDLg incomplète (VND 27b, pl. V, 9), plaques AVLd (VND 27c, fig. 21 D, pl. V, 7), AVLg (VND 27d, fig. 21 C, pl. V, 8), fragment de plaque PL (VND 27e), plaques Ml 1 (VND 27f, fig. 22 B, pl. V, 14), PVLd (VND 27m), C (VND 17r, fig. 22 C, pl. V, 15), MDA (VND 28, fig. 19 D, pl. IV, 11), MDA (VND 32d, fig. 19 C, pl. V, 11), PLd (VND 43e), PVLd (VND 43f).

La présence de *Chuchinolepis* dans la Suite de Bac Bun avait été suggérée par TONG-DZUY & JANVIER (1987 : 176, fig. 6 A-C, pl. 1, « *Qujinolepis*? sp. indet. »), en particulier dans le gisement de Trang Xa (province de Bac Thaï, district de Vo Nhai), sur la base d'une plaque MDP conservée en empreinte, d'une petite plaque L et d'une plaque Nu.

DESCRIPTION

Outre une cuirasse thoracique incomplète mais articulée (fig. 18 A ; pl. V, 1) et un toit crânien déformé (fig. 17 A ; pl. V, 2), le matériel de Dông Mo comprend de nombreuses plaques isolées dont la taille assez homogène semble correspondre à des individus de la même classe d'âge.

1 — *Toit crânien* (fig. 17 A ; pl. V, 2-6)

L'unique toit crânien découvert à ce jour a subi une forte compression antéropostérieure du fait de sa position perpendiculaire au plan de la couche. Cependant, nous en avons tenté une reconstitution (fig. 17 B), grâce au contrôle que permettent des plaques isolées non déformées (fig. 17 C-G ; pl. V, 3-6). La morphologie générale de ce toit crânien rappelle celle des Yunnanolépiformes, notamment par la présence d'une dépression préorbitaire étirée transversalement en une sorte de profond sillon qui borde antérieurement la fosse orbitonasale (*dpo*, fig. 17 A, C, D) et qui s'étend latéralement jusque sur les plaques L. Les limites postérolatérales de cette dépression sont indistinctes. La plaque PrM (fig. 17 A, E) présente un épais bourrelet antérieur qui limite postérieurement la dépression préorbitaire. La plaque Nu (fig. 17 A, F, G) est assez allongée et présente une zone obtectée (*zno*, fig. 17 A, F) assez longue, dans laquelle s'ouvrent les conduits endolymphatiques (*dend*, fig. 17 F, G). La plaque PNu (fig. 17 A) porte un large condyle articulaire, toutefois légèrement moins large que celui des Yunnanolépiformes. La plaque PM est remarquablement grande.

L'ornementation est constituée de très petits tubercules, en grande partie invisibles à l'œil nu, sauf sur la bordure antérieure du toit crânien, c'est-à-dire sur la plaque PrM et une partie des plaques L (fig. 17 C-E), autour de la fenêtre orbitonasale. La partie postérieure de la zone obtectée présente une surface rugueuse suggérant l'adhésion de tissus cutanés.

La face interne du toit crânien est mal connue et seule une plaque Nu en vue ventrale

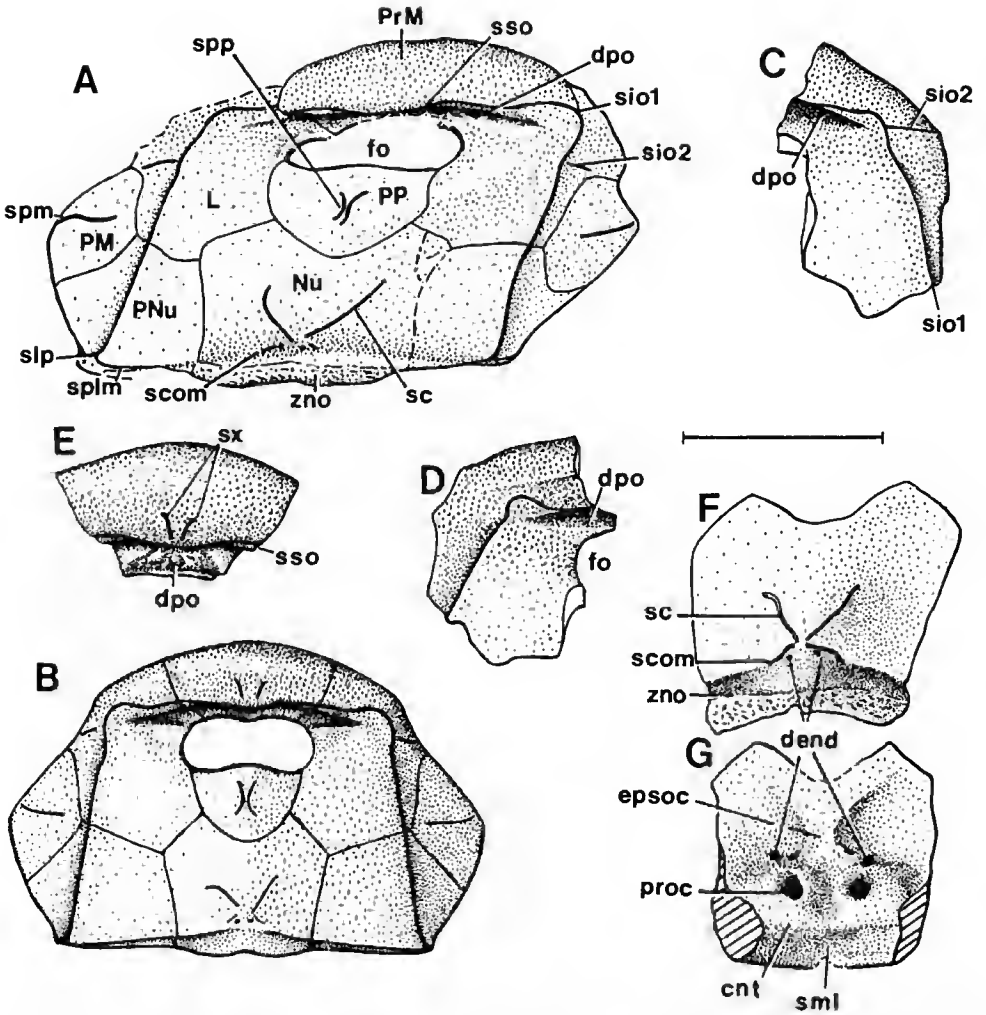


FIG. 17. — *Chuchinolepis dongmoensis* n. sp. Suite de Bac Bun, Dông Mo : A, toit crânien déformé (VND 27a — DS 04), vue dorsale ; B, essai de reconstitution du toit crânien, basé essentiellement sur le spécimen VND 27a, mais rectifié à l'aide de plaques isolées non déformées ; C, plaque latérale droite (VND 24j — DS 04) ; D, plaque latérale gauche (VND 24i — DS 04) ; E, plaque prémédiane (VND 21a — DS 04), vue dorsale ; F, G, plaques nuchales en vues dorsale (F, VND 20g — DS 04) et ventrale (G, VND 17b — DS 04). (A, C-G, dessins à la chambre claire. Échelle : 5 mm.)

montre les dépressions pour les processus neurocrâniens supraoccipitaux (*proc*, fig. 17 G) ainsi que les ouvertures internes des conduits endolymphatiques (*dend*, fig. 17 G).

Le trajet des sillons du système latéral diffère quelque peu de celui des Yunnanolépiformes. Il ne semble pas y avoir de sillon postorbitaire, caractère partagé avec les Euantiarches. En outre, la partie antérieure du sillon infraorbitaire (*sio1*, fig. 17 A-D) se recourbe

médialement vers la dépression préorbitaire de manière constante, en avant de la divergence de la branche latérale (*sio2*, fig. 17 A, C). En revanche, il n'existe guère de sillon de la ligne supraorbitaire, à l'exception peut-être du prolongement le plus médial de la ligne infraorbitaire (*sso*, fig. 17 A, E), ou de deux petits sillons divergents, très proches de la ligne médiane, et observés seulement sur une plaque PrM isolée (*sx*, fig. 17 E ; pl. V, 6). Deux petits sillons également très médiaux se trouvent sur la plaque PP (*spp*, fig. 17 A). La plaque PM porte un sillon postmarginal (*spm*, fig. 17 A). Les sillons centraux (*sc*, fig. 17 A) et commissuraux occipitaux (*scom*, fig. 17 A, F) forment sur la plaque Nu un « X » en avant des ouvertures des conduits endolymphatiques. La partie postérieure du sillon infraorbitaire est bifurquée en une branche latérale, qui se poursuit sur la cuirasse thoracique par la ligne latérale principale (*slp*, fig. 17 A), et une branche médiale, correspondant à la pit-line moyenne (*splm*, fig. 17 A).

2 — *Cuirasse thoracique*

La reconstitution de la cuirasse thoracique proposée ici (fig. 18 B) est essentiellement fondée sur le spécimen VND 25b (fig. 18 A ; pl. V, 1), qui, bien que comprimé latéralement, montre la plupart des plaques en connexion ; seules la face externe de la plaque MDA, une partie de la plaque ADL et la plaque MV sont pour le moment mal connues. La cuirasse thoracique de *C. dongmoensis* apparaît ainsi comme assez allongée, avec une nette différence entre les plaques de la série antérieure (ADL, AVL) plus courtes, et celles de la série postérieure (PDL, PL, PVL), très étirées. En revanche, la plaque MDA est plus longue que la plaque MDP.

Latéralement, la cuirasse thoracique porte quelques larges crêtes, moins marquées que celles des Yunnanolépiformes. On distingue ainsi une crête latérale (*crl*, fig. 18 A, 20 D), une crête ventrolatérale (*crvl*, fig. 18 A) et deux ou trois crêtes obliques (*crobl*, fig. 18 A, 20 D, 21 A, C), radiant à partir de la région de l'articulation brachiale. L'arrière de la cuirasse thoracique présente une légère constriction correspondant sans doute à la position de la crête interne transversale postérieure.

L'ornementation est aussi faiblement marquée que sur le toit crânien, sauf au niveau des crêtes ou de la bordure antérolatérale de la plaque AVL. En ces endroits, elle est formée de petits tubercules étroitement accolés. On trouve également de petites zones tuberculées dans la partie postérieure de la plaque MDP (fig. 20 B) et de la plaque PDL (fig. 18 A).

Plaque MDA (fig. 19 ; pl. IV, 11 ; V, 10, 11 ; VI, 4)

En dépit d'une importante variation individuelle, cette plaque présente une grande ressemblance avec celle de *C. gracilis* (G. Zhang, 1978, fig. 14, pl. 7 : 1, 2). Elle a une forme oblongue et ses sutures postérolatérales avec les plaques PDL présentent une flexure plus ou moins marquée (fig. 19 B, C). Le bord antérieur est étroit et termine une large gouttière axiale, correspondant à la fosse des muscles levator (fig. 19). Cette gouttière est suivie postérieurement par une crête peu marquée qui, à son tour, se creuse d'un sillon central (fig. 19) vers l'arrière. Cette morphologie se retrouve de manière identique sur *C. gracilis* (G. Zhang, 1978, fig. 14, pl. 7 : 1, 2). Sur le spécimen VND 28, le bord antérieur est remarquablement étroit et les surfaces de recouvrement pour les plaques ADL se rejoignent presque vers l'avant (fig. 19 D ; pl. IV, 11). La plupart des plaques MDA sont exposées en vue ventrale, mais une partie de la face externe a pu être préparée, confirmant, là aussi, l'extrême finesse de l'ornementation.

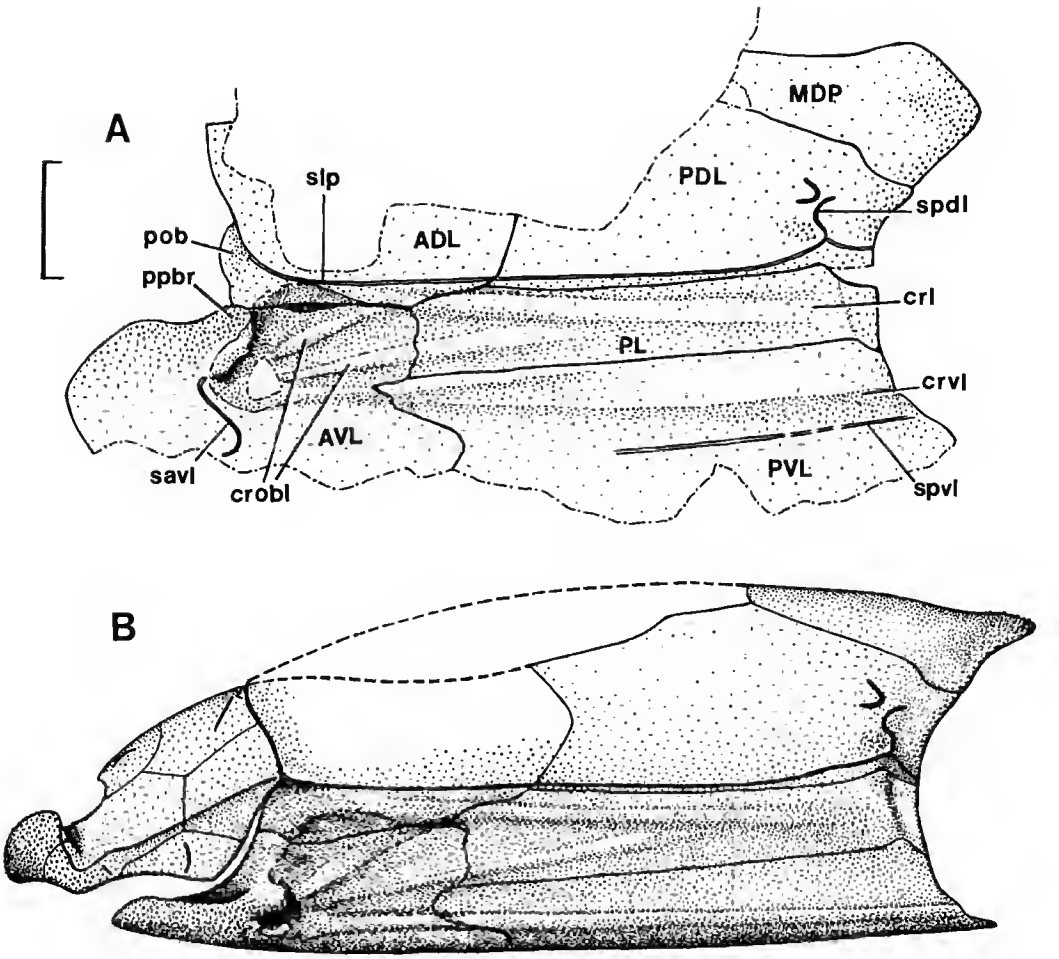


FIG. 18. — *Chuchinolepis dongmoensis* n. sp. Suite de Bac Bun, Dông Mo : A, cuirasse thoracique incomplète, légèrement écrasée, en vue latérale gauche (holotype, VND 25b — DS 04) (dessin à la chambre claire) ; B, essai de reconstitution de la cuirasse thoracique et du toit crânien en vue latérale gauche, basé principalement sur les spécimens VND 25b (holotype) et VND 27a (toit crânien). (Échelle : 10 mm.)

Plaque MDP (fig. 18, 20 B ; pl. V, 1)

Cette plaque n'est connue, dans le matériel de Dông Mo, que sur l'holotype. Elle présente un léger bombement postérieur médian (*bm*, fig. 20 B), auquel fait suite, vers l'arrière, un épaississement bordant sa limite postérieure. Ce bombement et cet épaississement sont couverts de tubercules légèrement plus gros. La plaque MDP décrite par TONG-DZUY & JANVIER (1987, fig. 6 C) dans le gisement de Trang Xa semble moins allongée que celle de

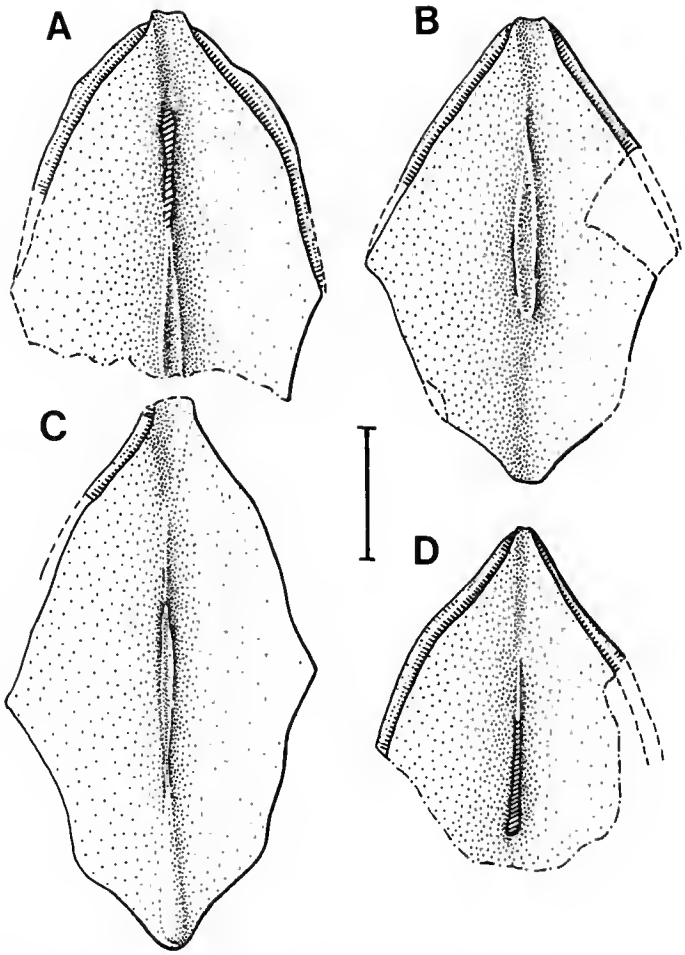


FIG. 19. — *Chuchinolepis dongmoensis* n. sp. Suite de Bac Bun, A, B, C, Dông Mo; D, Trang Xa. Plaques médianes dorsales antérieures en vue ventrale : A, VND 19b — DS 04; B, VND 18c — DS 04; C, VND 32d — DS 04; D, VND 28 — DS 14. (Dessins à la chambre claire. Échelle : 10 mm.)

Dông Mo et, donc, peut-être plus proche de celle de *C. gracilis* (G. ZHANG, 1978, fig. 15, pl. 7 : 3). En revanche, celle de Dông Mo présente une partie antérieure très étirée, qui donne à l'ensemble de la plaque un rapport longueur/largeur d'environ 3/2, contre approximativement 1/1 chez *C. gracilis*.

Plaque ADL (fig. 20; pl. V, 1)

Cette plaque n'est que très mal représentée dans le matériel disponible. Elle est en effet présente sur l'holotype (fig. 18 A), mais en grande partie masquée par le grand toit crânien de

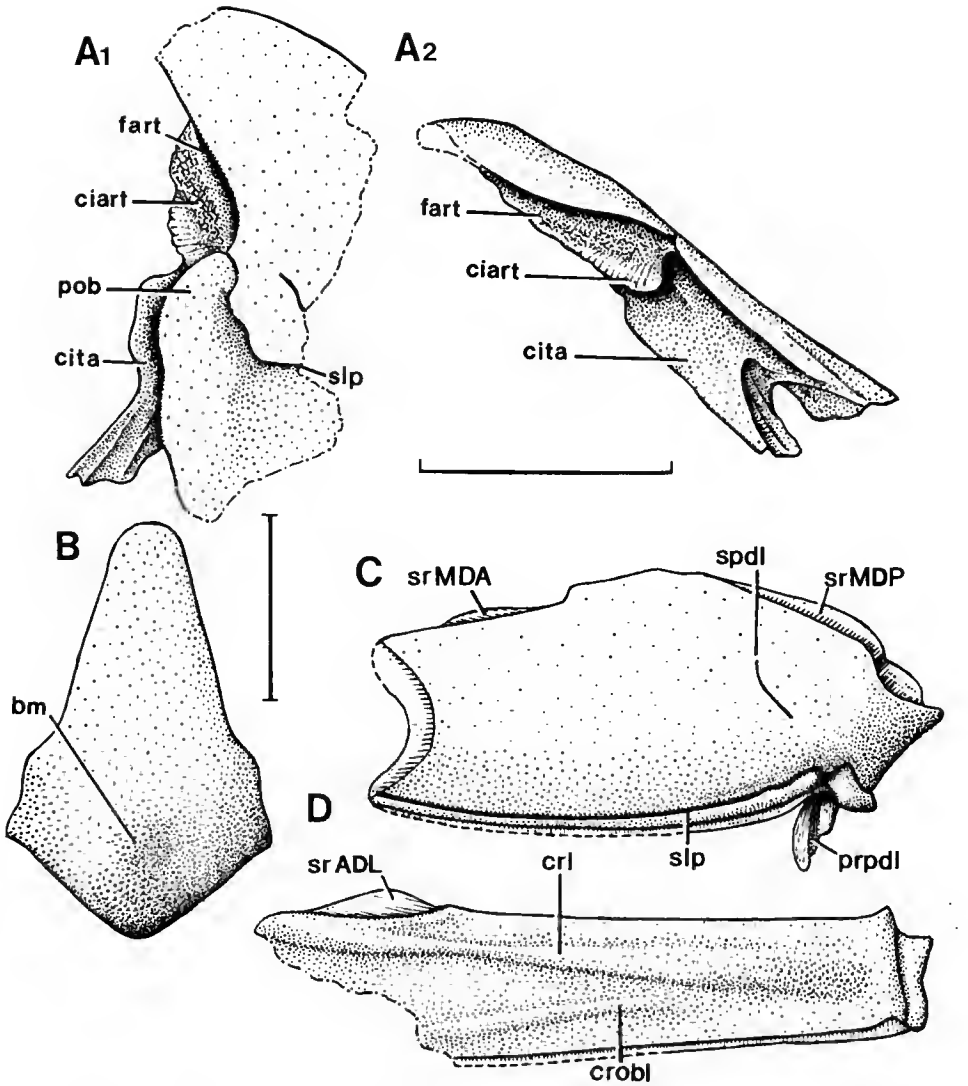


FIG. 20. — *Chuchinolepis dongmoensis* n. sp. Suite de Bac Bun, Dông Mo. A, partie antérieure de la plaque ADL en vues latérale (A1) et antérieure (A2) (VND 19a — DS 04) (dessin à la chambre claire); B, plaque médiane dorsale postérieure, vue dorsale, reconstitution basée sur celle de l'holotype (VND 25b); C, plaque postéro-dorsolatérale gauche, vue latérale, reconstitution basée sur le spécimen VND 26e; D, plaque postérolatérale gauche, vue latérale, reconstitution basée sur le spécimen VND 26f. (Échelle : 10 mm.)

Yunnanolepis sp. VND 25a (pl. IV, 1 ; V, 1) qui ne peut être enlevé sans dommage. Toutefois, on peut en observer la partie antérieure, dont la morphologie est complétée par le spécimen VND 19a (fig. 20 A). Ce dernier montre bien la structure de l'articulation cranio-thoracique, avec une fosse articulaire (*fart*, fig. 20 A) modérément large, une crête infra-articulaire (*ciart*) saillante, à surface en partie constituée d'os spongieux, et la partie dorsale de la crête transverse interne antérieure (*cita*).

Sur la face externe de la plaque ADL, dorsalement par rapport à la région brachiale de la plaque AVL, se trouve une légère dépression semi-lunaire, correspondant à la portion dorsale de la zone de mouvement de la nageoire pectorale (fig. 18 A). Le sillon de la ligne latérale principale pénètre sur la plaque ADL au niveau de la partie latérale de la fosse articulaire, puis dessine une courbe ventrale sur le processus obstantique (*pob*, fig. 18 A, 20 A1) et se dirige ensuite postérieurement en longeant le bord ventral de la plaque (*slp*, fig. 18 A, 20 A1).

Plaque PDL (fig. 18 A, 20 C; pl. V, 1, 9, 12)

Cette plaque, bien visible sur l'holotype (fig. 18 A), est également représentée par plusieurs spécimens isolés (fig. 20 C; pl. V, 9 12). Elle est remarquablement allongée et fortement convexe. Sa partie postérieure montre une nette constriction et le sillon de la ligne latérale principale (*slp*, fig. 20 C) y court très près du bord ventral, dans une profonde gorge aux rebords arrondis. La lame dorsale de cette plaque porte souvent de petits sillons sensoriels accessoires (*spdl*, fig. 18 A, 20 C) plus ou moins sinueux, et qui se raccordent parfois au sillon de la ligne latérale principale au niveau de sa flexure postérieure. La suture avec la plaque MDA présente une flexure ou un décrochement à mi-longueur, comme sur *C. gracilis* (G. Zhang, 1978, fig. 14), correspondant à un changement dans le mode de recouvrement. La surface recouverte par la plaque PL présente un processus ventral proéminent dont la surface latérale est creusée d'une gorge profonde (*prpdl*, fig. 20 C). A ce niveau, le bord même de la suture présente une encoche dans laquelle se loge un processus triangulaire dorsal de la plaque PL (fig. 20 D).

Plaque AVL (fig. 18 A, 21 ; pl. III, 1a; V, 7, 8; VI, 1)

Cette plaque est remarquablement courte et large, et présente avec la plaque PVL une suture très sinueuse (fig. 18). En vue interne, elle montre une vaste lame postbranchiale (*lpbr*, fig. 21 ; pl. VI, 1b) qui porte une ornementation de rides sinueuses (pl. VI, 1c). Sur le spécimen VND 25d, cette surface ornementée présente quelques « blisters » (*bl*, fig. 21 B; pl. VI, 1c), correspondant probablement à des zones de régénération.

Le bord antérolatéral de la plaque est ornementé de tubercules légèrement plus gros que sur le reste de sa surface et il se prolonge postérieurement par un processus parabrachial (*ppbr*, fig. 21 ; pl. V, 7, 8) dont l'extrémité distale porte une petite fosse articulaire piriforme, ou fosse parabrachiale (*fpbr*, fig. 21 ; pl. V, 8), identique à celle décrite par G. Zhang (1984, fig. 1b) chez *Procondylolepis*. Ce processus parabrachial borde latéralement et dorsalement une dépression correspondant à la région brachiale proprement dite, et d'où partent, comme chez les Yunnanolépiformes, deux ou trois crêtes obliques dirigées vers l'arrière (*crobl*, fig. 21 A ; pl. V, 7a). Dans cette dépression brachiale, on observe plusieurs fosses limitées par des crêtes plus ou moins sinueuses et dont la disposition est très voisine de celle de *Procondylolepis*. Parmi les traits les plus constants de cette région, on distingue une petite fosse infrabrachiale

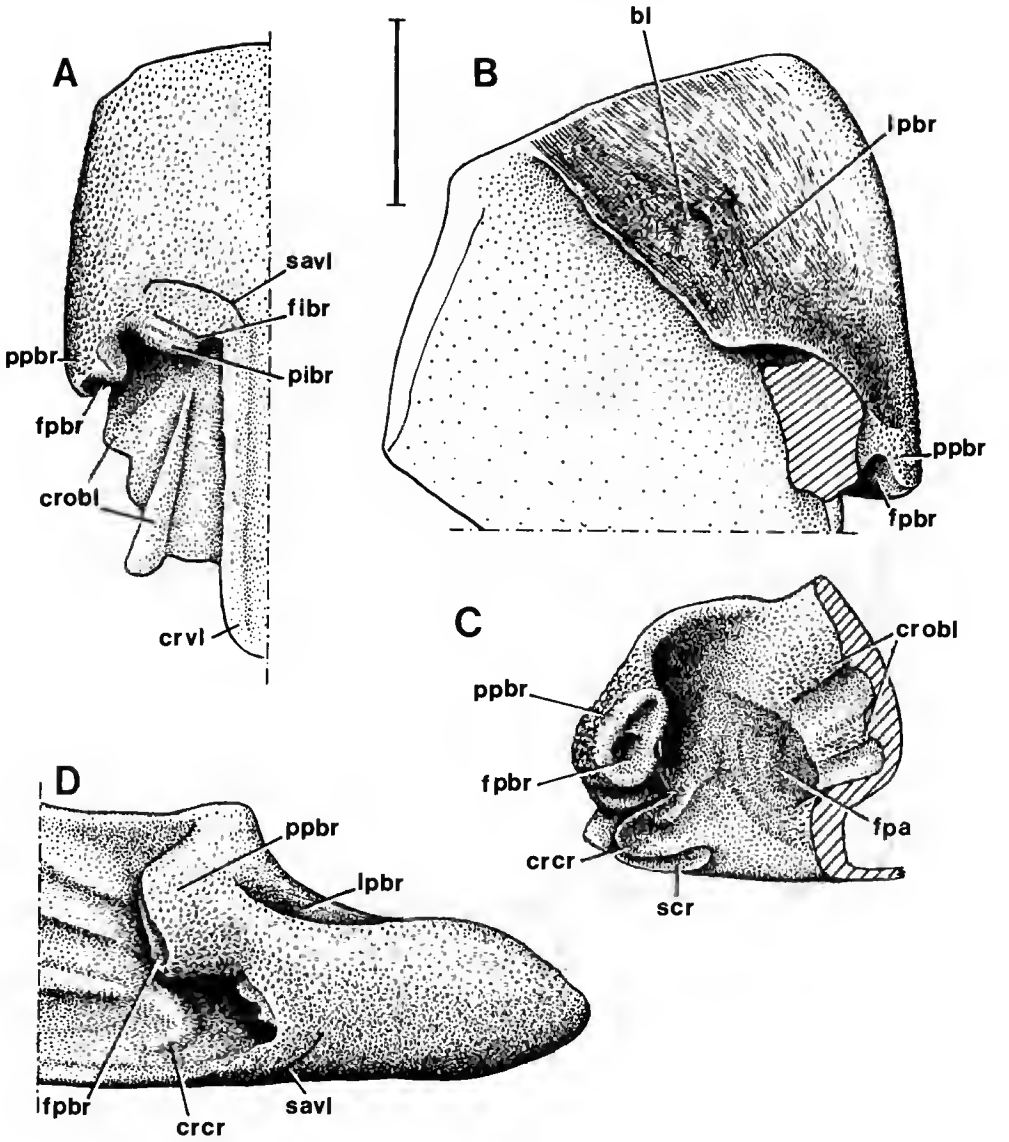


FIG. 21. — *Chuchinolepis dongmoensis* n. sp. Suite de Bac Bun, Dông Mo. Plaque AVL, reconstitutions basées sur plusieurs spécimens : A, vue ventrale (basée sur VND 26d et VND 27c); B, vue dorsale de la partie antérieure (VND 25d — DS 04); C, vue postérolatérale (VND 27d — DS 04); D, vue latérale (VND 27c). (Échelle : 5 mm.)

allongée transversalement (*fibr*, fig. 21 A) et bordée dorsalement par un épais bourrelet, ou processus infrabrachial (*pibr*, fig. 21 A), ainsi qu'une crête crescentiforme (*crcr*, fig. 21 C, D), postéroventrale par rapport au processus parabrachial, et dont la branche ventrale est soulignée d'un sillon (*scr*, fig. 21 C ; pl. V, 8) dont le fond est tapissé d'os spongieux. Enfin, la face médiale du processus parabrachial (fig. 21 C) porte un petit sillon longitudinal comparable à celui décrit chez *Procondylolepis* (G. Zhang, 1984, fig. 1b). Sur la paroi médiale de la dépression brachiale, on note la présence d'une grande fosse « pariétale » (*fpa*, fig. 21 C) au bord de laquelle viennent mourir les crêtes obliques. Il n'a pas été observé de foramen axillaire [la perforation visible dans cette région sur certains spécimens (pl. V,1 ; VI, 1) est un artéfact de préparation dû à l'extrême minceur de la plaque à cet endroit].

On serait tenté d'interpréter le processus parabrachial comme l'homologue du processus brachial des Euantiarches. Quelques faits, notamment la structure de la région brachiale de *Vanchienolepis* (p. 192), semblent cependant réfuter cette interprétation, comme il sera discuté plus loin (p. 193).

Un seul sillon sensoriel est visible sur la plaque AVL (*savl*, fig. 18 A, 21 A ; pl. V, 7). Il court selon un trajet plus ou moins sinueux antéromédialement par rapport à la région brachiale.

Plaque PL (fig. 18, A, 20 D ; pl. V, 1, 13)

Cette plaque est la plus longue de la cuirasse thoracique et a la forme d'une bande étroite s'élargissant vers l'avant. A l'arrière, sa face externe porte un profond sillon vertical, qui fait suite ventralement à la constriction postérieure de la plaque PDL. Sa surface externe porte également deux larges crêtes qui se rejoignent postérieurement (*crl*, *crobl*, fig. 20 D). L'une est la partie postérieure de la crête latérale (*crl*, fig. 18 A, 20 D) qui se poursuit sur l'ADL et borde dorsalement la dépression brachiale, l'autre est la crête oblique la plus ventrale (*crobl*, fig. 18 A, 20 D), qui se poursuit sur la plaque AVL jusqu'au fond de la dépression brachiale. Sur ces deux crêtes, et en particulier dans leur partie postérieure, l'ornementation est constituée de tubercules légèrement plus grossiers. Aucun sillon sensoriel n'a été observé sur la plaque PL.

Plaque PVL (fig. 18 A ; pl. VI, 2, 3)

Elle possède une lame latérale (verticale) basse, une crête ventrolatérale bien marquée et une très large lame ventrale portant un sillon sensoriel longitudinal (*spvl*, fig. 18 A ; pl. VI, 3), caractère rarement rencontré chez les autres Antiarches.

Plaque MV

Aucune plaque MV de cette espèce n'a été mise en évidence. Cependant, compte tenu de la forme des plaques AVL et PVL, on peut supposer qu'elle était de forme carrée, comme chez la plupart des autres Antiarches.

3 — *Nageoire pectorale* (fig. 22 ; pl. III, 1b ; V, 14, 15)

Bien qu'aucune nageoire pectorale n'ait été découverte en connexion avec la plaque AVL, de nombreuses plaques isolées de forme plus ou moins pentagonale peuvent être attribuées à la

couverture dermique de celle-ci. Certaines d'entre elles ont une ornementation finement tuberculée qui évoque celle de la cuirasse de *C. dongmoensis* et, donc, pourraient être rapportées à cette espèce (fig. 22). Seule une partie proximale de nageoire pectorale (fig. 22 A ; pl. III, 1b) a été trouvée dans un bloc contenant à la fois des plaques de *C. dongmoensis* et de *Yunnanolepis deprati* (VND 26; pl. III, 1b). Ce fragment présente un processus articulaire comparable à celui de *Procondylolepis* (G. ZHANG, 1984, fig. 2, « *adp* »), que l'on retrouve aussi sur une plaque isolée (fig. 22 B; pl. V, 14). Ce processus arrondi en cuillère pourrait s'insérer dans la fosse du processus parabrachial, comme l'a suggéré G. ZHANG (1984), et est nommé ici « condyle parabrachial » (*cdpbr*, fig. 22 A, B). Par comparaison avec *Procondylolepis*, on peut reconnaître sur ce spécimen des plaques marginales latérales ou médiales (*Ml*, *Mm*, fig. 22 A) ainsi que des plaques centrales (C, fig. 22 A). Si le condyle parabrachial occupe bien une position dorsolatérale, comme le suppose G. ZHANG (1984), la face dorsale et latérale de la nageoire pectorale porte une ornementation beaucoup plus grossière (fig. 22 A3) que sa face ventrale (fig. 22 A1) qui en est presque dépourvue. Cette variation dans l'ornementation est donc identique à celle décrite par G. ZHANG (1984, fig. 2) sur *Procondylolepis*. La quasi-absence d'ornementation sur la face ventrale ou médiale de la nageoire pectorale s'explique par le fait que ce sont ces faces qui, au repos, devaient être en contact avec la paroi latérale de la

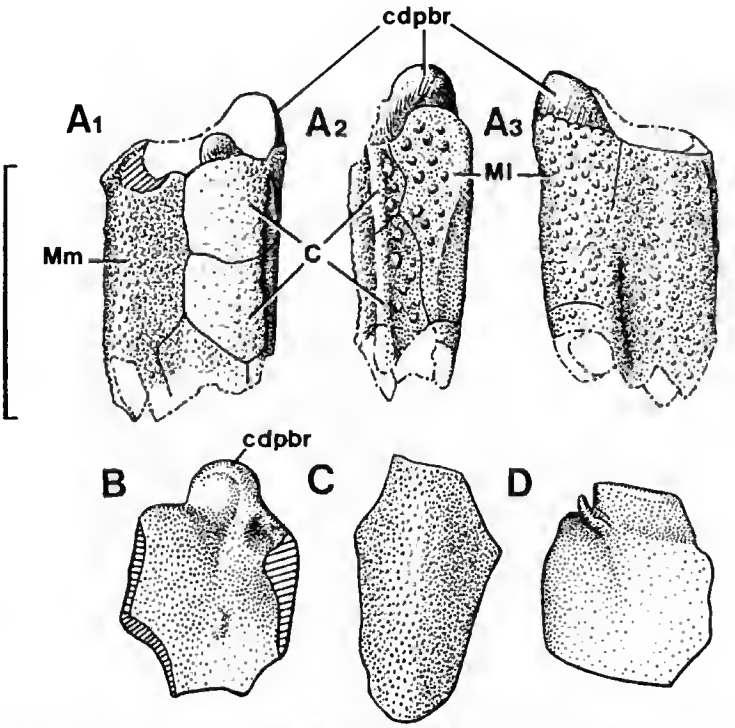


FIG. 22. — *Chuchinolepis dongmoensis* n. sp.? Suite de Bac Bun, Dông Mo. Éléments de la couverture dermique de la nageoire pectorale: A, fragment présumé de la partie proximale (VND 26g — DS 04) en vues dorsomédiale (A1), latérale (A2) et ventrolatérale (A3); B-D, plaques isolées : plaque M1 proximale (B, VND 27f —DS 04), plaque M1 (C, VND 27r— DS 04), plaque? Mm (D, VND 31b — DS 04). (Dessins à la chambre claire. Échelle : 1 mm.).

plaque AVL. Les plaques isolées de la nageoire pectorale sont difficilement déterminables, à l'exception de la première plaque Ml, qui porte le condyle parabrachial (fig. 22 B). Une plaque présentant une nette constriction à l'une de ses extrémités (fig. 22 D) et presque dépourvue d'ornementation pourrait être une plaque Mm, s'articulant peut-être contre la fosse ou la crête infrabrachiale de la région brachiale (fig. 21 A).

COMPARAISONS

Cette espèce du Viêt Nam est très proche de l'espèce-type du genre *C. gracilis* Chang, du Yunnan. Cette dernière avait été décrite sur la base de plusieurs plaques dermiques isolées, peu ou pas ornementées, et dont l'holotype est une plaque MDP en vue ventrale (K. J. CHANG, 1978, pl. 26 : 2). Les plaques rapportées à cette espèce par cet auteur ont globalement le même aspect que celles du Viêt Nam, tant par l'ornementation que par leur morphologie. Cependant l'espèce de Dông Mo diffère quelque peu de l'espèce chinoise par les proportions de la plaque MDP, qui est beaucoup plus allongée (fig. 18 A; pl. V, 1). Cette différence se répercute également sur les proportions de la plaque PDL.

EUANTIARCHI Janvier & P'an, 1982

SINOLEPIDAE Liu & P'an, 1958

VANCHIENOLEPIS n. g.

DIAGNOSE : Provisoirement la même que celle de l'espèce-type, par monotypie.

ESPÈCE-TYPE : *Vanchienolepis langsonensis* n. sp. (fig. 23-26; pl. III, 3-10).

ORIGINE DU NOM : Genre dédié au Professeur NGUYÊN VAN CHIEN, premier géologue viêtnamien et fondateur de la formation des géologues de son pays.

L'un des six caractères des Sinolepidae cités par YOUNG (1984*a*) est la réduction considérable de la lame ventrale des plaques AVL et PVL, laissant ainsi apparaître une vaste fenêtre ventrale, qui n'était probablement pas fermée par une plaque MV. Or, ce caractère est particulièrement évident chez *Vanchienolepis* et justifie sa position à l'intérieur de cette famille. YOUNG (1984*a*) place dans les Sinolepidae les genres *Sinolepis* Liu & P'an, 1958, *Xichonolepis* P'an & Wang, 1978 (G. ZHANG, 1978), ainsi qu'une forme nouvelle du Dévonien supérieur d'Australie. Nous y ajoutons donc ici *Vanchienolepis*, une forme de petite taille caractérisée par la jonction entre les plaques ADL en avant de la plaque MDA.

Les Sinolepidae ont été considérés par JANVIER & P'AN (1982) comme étant des Euantiarches, c'est-à-dire des Antiarches pourvus d'un processus brachial en rotule identique à celui des Asterolépides ou des Bothriolépides. Toutefois, il s'agissait là d'une inférence à partir de spécimens articulés de *Sinolepis wutungensis* Liu & P'an, 1958. En fait, ni le processus

brachial de *Sinolepis*, ni celui de *Xichonolepis* n'ont été décrits, et *Vanchienolepis* montre que les membres de cette famille ne possédaient pas de processus brachial du type de celui des Euantiarches, mais une structure formant un large lobe antéroventral (fig. 25) dont il est difficile de dire s'il s'agit d'un état propre aux Sinolepidae ou d'une condition qui précède l'apparition de l'articulation en rotule des autres Euantiarches. Toutefois, la présence d'un foramen axillaire est bien démontrée chez *Vanchienolepis* (*fax*, fig. 24, 25) et ce caractère est, lui, caractéristique des Euantiarches selon YOUNG (1984*a*). Cette contradiction montre une fois de plus le danger de définir des taxa supraspécifiques sur la base de plusieurs caractères associés, car on risque alors d'être confronté à ce cas, où l'on découvre de nouveaux taxa qui ne présentent qu'une partie de ces caractères.

Vanchienolepis diffère des autres Sinolepidae par sa cuirasse trapue, pourvue d'une plaque MDA assez courte, séparée du toit crânien par la jonction entre les deux plaques ADL (du moins sur la face interne de la cuirasse).

Vanchienolepis langsonensis n. sp.

(Fig. 23-26 ; pl. III, 3-10)

DIAGNOSE : Petit Sinolepidae dont les plaques ADL se rejoignent en avant de la plaque MDA.

HOLOTYPE : Cuirasse thoracique incomplète, exposée en vue ventrale (VND 32a, fig. 23 A ; pl. III, 3).

NIVEAU-TYPE : Formation de Bac Bun, Praguien inférieur, Dévonien inférieur.

LOCALITÉ-TYPE : Tranchée le long de la route de Dông Mo à Tu Don, au km 5 à partir de Dông Mo, province de Lang Son, Viêt Nam.

ORIGINE DU NOM : De la province de Lang Son, Viêt Nam.

MATÉRIEL : Plaques AVL (VND 17f, fig. 24 D, 25 A), PVL en vue interne (VND 21b, fig. 26 C, pl. III, 9), PVL (VND 22c, fig. 26 D), AVL en vue interne (VND 24h, fig. 24 C), AVL (VND 24p, pl. III, 6), AVL (VND 24f, fig. 24 A, pl. III, 4), MDA usée (VND 27l, pl. III, 8), PVL, PL et PDL (en partie) associées (VND 29a, fig. 26 B), PVL et PL associées (VND 31c, fig. 26 A), ? toit crânien incomplet en vue ventrale (VND 43a, fig. 14), plaques MDA (VND 43d, fig. 23 B, pl. III, 7), AVL en vue interne (VND 46a, fig. 24 B).

DESCRIPTION

V. langsonensis est un très petit Antiarche dont la cuirasse thoracique ne devait guère dépasser 20 mm de longueur. Outre l'holotype, qui est une cuirasse thoracique articulée mais dont la partie postérieure est mal conservée (fig. 23 A ; pl. III, 3), de nombreuses plaques isolées ont été rapportées à cette espèce (fig. 24-26). Toutefois, aucune plaque du toit crânien n'a pu lui être attribuée de façon certaine ; seule le petit toit crânien isolé décrit plus haut (p. 173) comme ? *Yunnanolepis* sp. s'accorderait, par ses dimensions, au thorax de *V. langsonensis*.

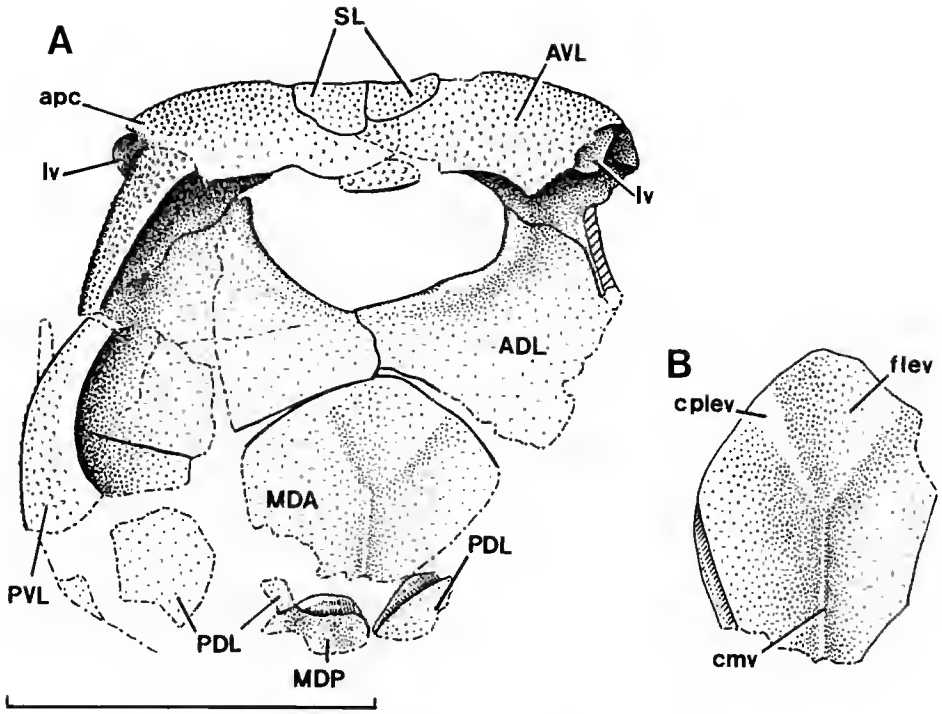


FIG. 23. — *Vanchienolepis langsonensis* n. g., n. sp. Suite de Bac Bun, Dông Mo : A, cuirasse thoracique incomplète en vue ventrale (holotype, VND 32a — DS 04); B, plaque MDA isolée (VND 43d — DS 04). (Dessins à la chambre claire. Échelle : 10 mm.)

1 — *Plaque MDA* (fig. 23; pl. III, 7-8)

Seule la face interne de cette plaque est connue, tant sur l'holotype (fig. 23 A) que sur quelques pièces isolées (pl. III, 7, 8). Elle diffère nettement de celle des autres Antiarches de la Formation de Bac Bun par sa large fosse pour les muscles levator du crâne (*flev*, fig. 23 B), limitée par des crêtes post-levator (*cplev*, fig. 23 B) fortement divergentes et, donc, très semblables à celles de la plupart des Euantiarches ou des autres Sinolepidae. Il existe une crête médiane bien marquée (*cmv*, fig. 23 B), mais pas de processus ni de dépression médiane ventrale individualisés. Il semble bien que la plaque MDA soit exclue du bord antérieur de la cuirasse thoracique par la jonction médiane des deux ADL (fig. 23 A).

2 — *Plaque MDP* (fig. 23 A)

Cette plaque n'est connue que par une très petite portion de sa partie antérieure, sur l'holotype (fig. 23 A). On y remarque une surface de recouvrement pour la plaque MDA.

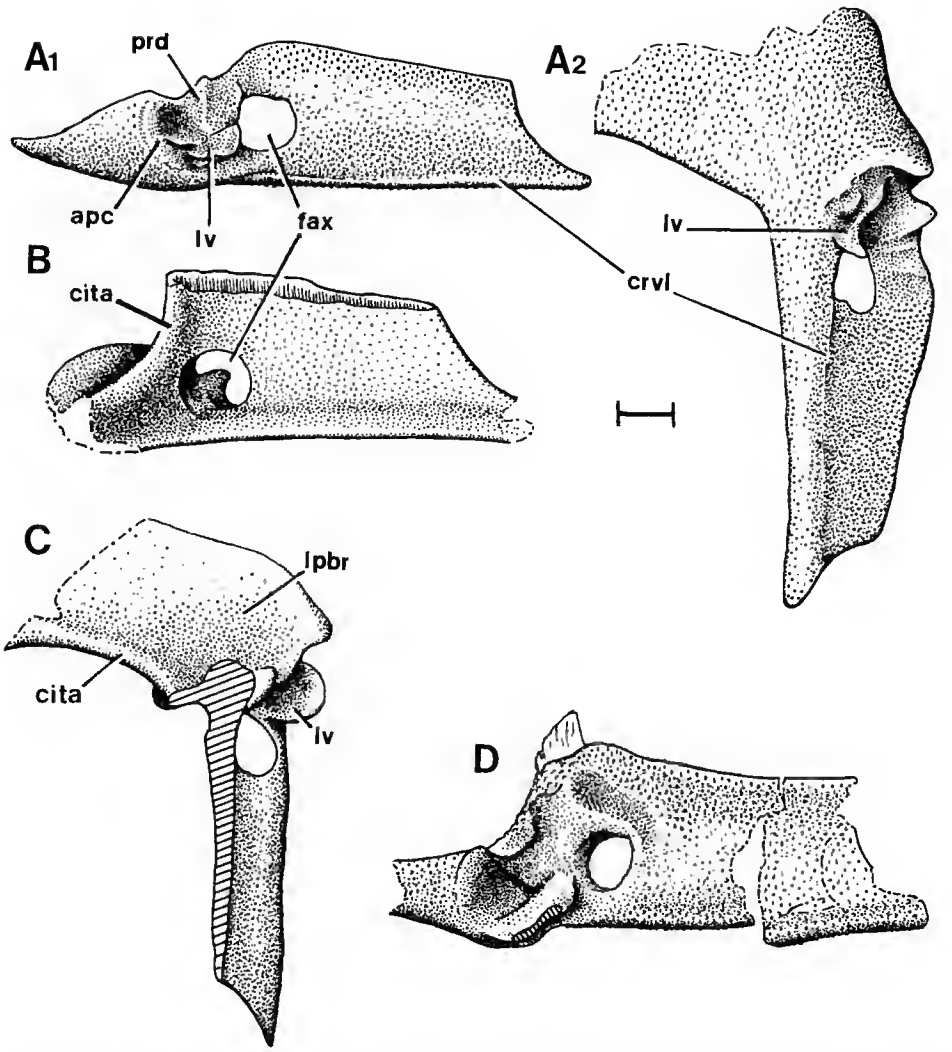


FIG. 24. — *Vanchienolepis langsonensis* n. g., n. sp. Suite de Bac Bun, Dông Mo. Plaques AVL : A, VND 24f — DS 04, vues latérale (A1) et ventrale (A2); B, VND 46a — DS 04, vue médiale; C, VND 24h — DS 04, vue dorsale; D, VND 17f — DS 04, vue latérale. (Dessins à la chambre claire. Échelle : 1 mm.)

3 — *Plaque ADL* (fig. 23 A; pl. III, 3)

Connue seulement en vue interne sur l'holotype, elle présente un grand processus dorsal qui rejoint son symétrique en avant de la MDA par une suture où la plaque gauche recouvre dorsalement la droite.

4 — *Plaque PDL* (fig. 23 A)

Cette plaque n'est connue sur l'holotype que par un très petit fragment de sa partie antéromédiale. Celui-ci présente une petite surface recouvrant le bord postérolatéral de la plaque MDA. Les spécimens VND 31c et 29a (fig. 26 A, B) montrent également une petite partie ventrale de la plaque PDL. On y constate que la suture avec la plaque PL (fig. 26 B) est semblable à celle de *Yunnanolepis* et *Chuchinolepis*.

5 — *Plaque AVL* (fig. 23 A, 24, 25; pl. III, 4-6)

Les deux plaques AVL sont conservées sur l'holotype (fig. 23 A), la gauche étant endommagée. Plusieurs plaques AVL isolées exposées en vues interne et externe permettent une bonne connaissance de sa structure (fig. 24, 25). La lame latérale est relativement élevée, avec un foramen axillaire relativement grand (*fax*, fig. 24 A, 25), tandis que la lame horizontale est pratiquement limitée à la région subcéphalique, en avant de la crête transverse interne antérieure (*cita*, fig. 24 B, C). Le bord antérolatéral de cette plaque est relativement court, se terminant postérieurement par un angle prépectoral très net (*apc*, fig. 24 A). La crête ventrolatérale (*crvl*, fig. 24 A) est marquée d'un épais bourrelet et la crête transverse interne antérieure (*cita*, fig. 24 B, C) est très saillante, limitant postérieurement la chambre branchiale. La région de l'articulation brachiale est plus ou moins bien conservée selon les spécimens considérés et semble, en outre, présenter une importante variation individuelle. Cependant, les

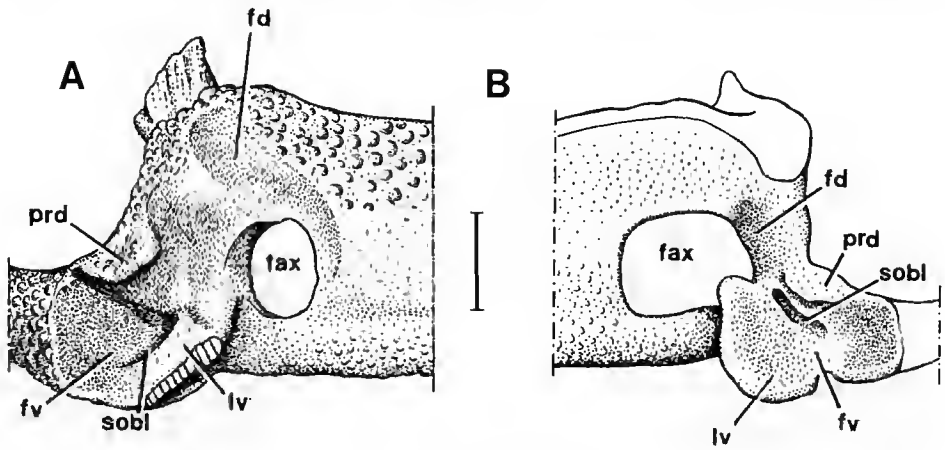


FIG. 25. — *Vanchienolepis langsonensis* n. g., n. sp. Suite de Bac Bun, Dông Mo. Plaques AVL, détail de la région de l'articulation brachiale : A, VND 17f — DS 04; B, VND 24h — DS 04. (Dessins à la chambre claire. Échelle : 1 mm.)

spécimens VND 17f (fig. 25 A) et VND 24h (fig. 25 B) montrent cette région dans d'assez bonnes conditions de conservation. Le trait le plus constant en est une vaste lame ventrale arrondie, en « oreille » (*lv*, fig. 24 A, 25), qui délimite une dépression (*fv*, fig. 25) dont le centre est creusé d'un sillon oblique (*sobl*, fig. 25). Sur le bord antérodorsal de cette dépression se trouve un petit processus (*prd*, fig. 24 A, 25). Dorsalement et antérodorsalement par rapport au foramen axillaire, on distingue une ou deux fosses bien marquées (*fd*, fig. 25), dont la plus importante se prolonge parfois par un sillon en arrière du foramen axillaire (fig. 25 A).

Il est bien difficile de proposer une homologie entre les parties de cette région brachiale et celles soit des Procondylolépiformes, soit des Euantiarches. Il est possible que la lame ventrale (*lv*, fig. 25) soit l'homologue de la crête crescentiforme de *Chuchinolepis* (*crcr*, fig. 21 C) et du processus brachial des Euantiarches. Quant au processus antérodorsal (*prd*, fig. 25), il pourrait être l'homologue du processus parabrachial de *Chuchinolepis* (*ppbr*, fig. 21 C). Ces interprétations doivent néanmoins être accueillies avec les plus grandes réserves.

6 — *Plaque PL* (fig. 26 A, B; pl. III, 10)

Cette plaque a sensiblement la même forme que chez les Yunnanolépiformes, avec un processus externe postérodorsal et un processus interne postéroventral. Une crête oblique (fig. 26 A1) y est visible sur sa face externe.

7 — *Plaque PVL* (fig. 23 A, 26 A-D; pl. III, 9,10)

Deux plaques PVL en connexion, fermant postérieurement la fenestration ventrale, sont observables sur le spécimen VND 31c (fig. 26 A3). Toutes les plaques PVL connues (fig. 26) présentent une lame latérale très basse, sauf vers l'arrière, et une lame ventrale extrêmement étroite mais s'élargissant postérieurement en un plateau subanal (*sban*, fig. 26 C, D). La crête transversale interne postérieure (*citp*, fig. 26 A3) est bien marquée, se prolongeant sur la lame ventrale.

8 — *Plaque SL* (fig. 23 A; pl. III, 3)

Deux petites semi-lunaires sont visibles sur l'holotype en avant de la région subcéphalique des plaques AVL.

Aucune plaque de l'appendice pectoral ne peut être rapportée avec certitude à cette espèce.

ANTIARCHA gen. et sp. indet.

Nous attribuons à un Antiarche très problablement nouveau mais d'affinités incertaines une plaque médiane dorsale conservée en empreinte et pourvue d'un très grand processus spinal incliné vers l'arrière (fig. 27; pl. IV, 6). Cette forme n'est connue que dans le sommet de la Formation de Sika. La surface du processus dorsal est ornée de rangées de petits tubercules disposés en chevrons sur chaque face. Ventrolatéralement par rapport au processus, sur la surface même de la plaque, ces rangées passent à de fines stries disposées en éventail (fig. 27 A;

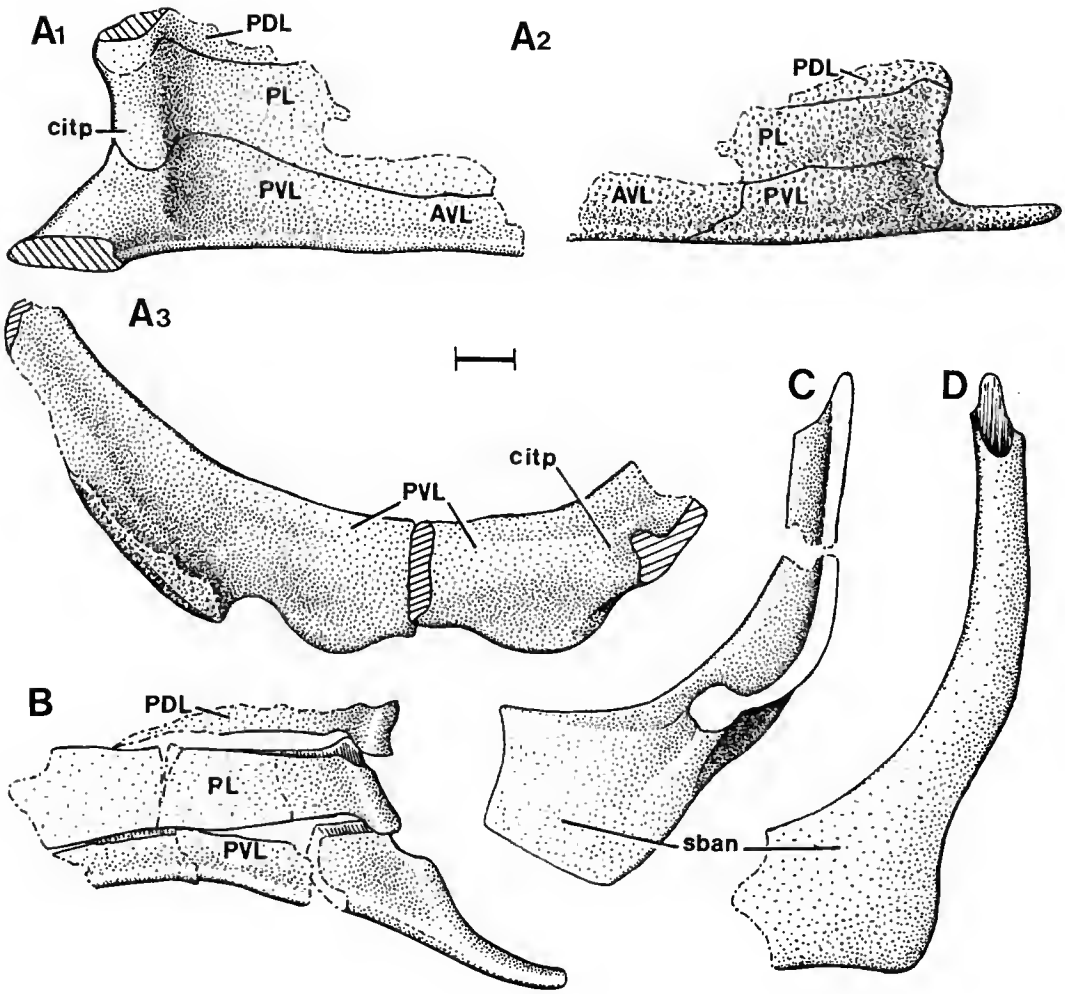


FIG. 26. — *Vanchienolepis langsonensis* n. g., n. sp, Suite de Bac Bun, Dông Mo : A, fragment de la paroi postérolatérale gauche et région subanale de la cuirasse thoracique (VND 31c — DS 04) en vues médiale (A1), latérale (A2) et dorsale (A3); B, partie postérolatérale de la cuirasse thoracique (VND 29a — DS 04) en vue médiale; C, plaque PVL droite (VND 21b — DS 04) en vue dorsale; D, plaque PVL gauche (VND 22c — DS 04) en vue ventrale. (Dessins à la chambre claire. Échelle : 1 mm.)

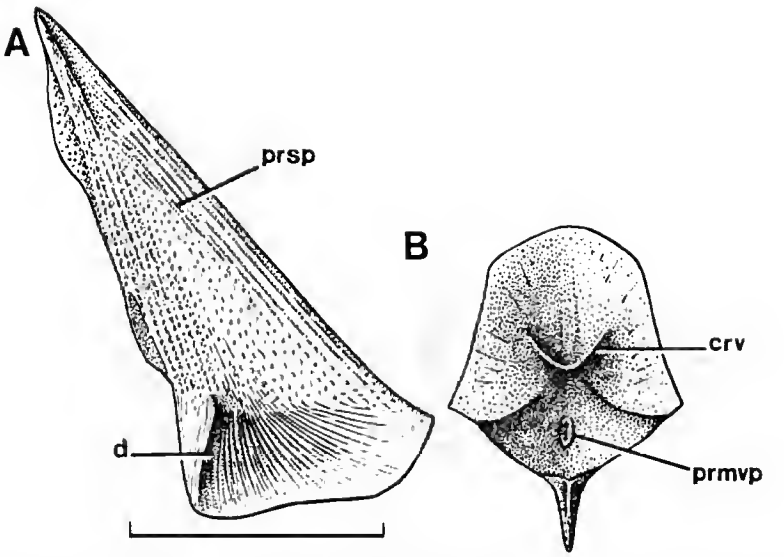


FIG. 27. — Antiarcha gen. et sp. indet. Formation de Sika, Dông Mo (Tong Lot). Plaque médiane dorsale postérieure? Reconstitution fondée sur VND 42 — DS 07, vue latérale droite (A) et ventrale (B). (Échelle : 1 mm.)

pl. VI, 6b). On note également, vers l'arrière de la plaque, un décrochement de sa surface, qui forme une marche élevant la partie postérieure de la plaque d'environ 1 mm (*d*, fig. 27 A).

La face ventrale de cette plaque est fortement concave et présente deux crêtes transversales : l'une antérieure, formant un U concave vers l'avant (*crv*, fig. 27 B); l'autre postérieure, correspondant à l'emplacement de la dénivellation de la surface externe. Enfin, un petit processus postéromédian est creusé d'une petite dépression ovale (*prmvp*, fig. 27 B) et indique que cette plaque est une MDP. Les Antiarches pourvus d'un processus dorsal aussi proéminent sont rares. Les Yunnanolépiformes possèdent souvent une petite bosse ou un court processus médian sur la plaque MDP. Chez les Euantiarches, on trouve un grand processus médian sur la plaque MDA de *Stegolepis* ou *Byssacanthus* (DENISON, 1978) et une crête médiane élevée formée par les plaques MDA et MDP chez diverses espèces de *Bothriolepis*. La crête en U se rencontre également sur la plaque MDP de divers Euantiarches, dont *Gerdalepis* (où elle se prolonge latéralement sur la plaque PDL) ou *Bothriolepis cullodensis* Long & Werdelin (1986, fig. 16 B). Si cette plaque appartient bien à un Antiarche, il est probable qu'il s'agit d'un Euantiarche, car sa face interne ne ressemble guère à celle des Yunnanolépiformes ou Procondylolépiformes. Son ornementation de fines rides parallèles permet d'exclure une attribution à *Yanchienolepis*, dont l'ornementation est grossièrement tuberculée. D'autres petites plaques, notamment une plaque PVL, accompagnent cette pièce dans le même bloc, mais elles n'apportent aucune information complémentaire, d'autant que rien n'indique, hormis peut-être leur petite taille, qu'elles appartiennent à ce même taxon. Signalons enfin que l'empreinte de cette plaque MDP (pl. VI, 6a) rappelle beaucoup la pièce figurée par S. F. LIU (1982, fig. 2; pl. 1 : 1, 3-5) sous le nom de ?Phlyctaeniidae indet, et provenant du Dévonien

inférieur de Lujing, dans le sud du Guangxi, Chine. On y reconnaît la même crête interne, mais l'ornementation en semble différente. Elle évoque aussi beaucoup une pièce figurée par S. F. Liu (1973) sous le nom de *Yunnanacanthus cuifengshanensis*.

L'empreinte de la face interne d'un toit crânien très mal conservé et provenant des niveaux altérés de la partie supérieure de la Formation de Sika (fig. 28) montre quelques caractères qui semblent différer quelque peu de ceux du toit crânien des autres Antiarches de Dông Mo. Bien que la présence d'une courte plaque PRM pourvue d'un processus ventral médian évoque les Yunnanolépiformes et Procondylolépiformes, la fenêtre orbitonasale (*fo*, fig. 28) est remarquablement vaste. La plaque PP est relativement petite et la plaque L est étroite, portant une crête postorbitaire très effacée. La plaque Nu est allongée, mais les autres plaques sont très mal conservées.

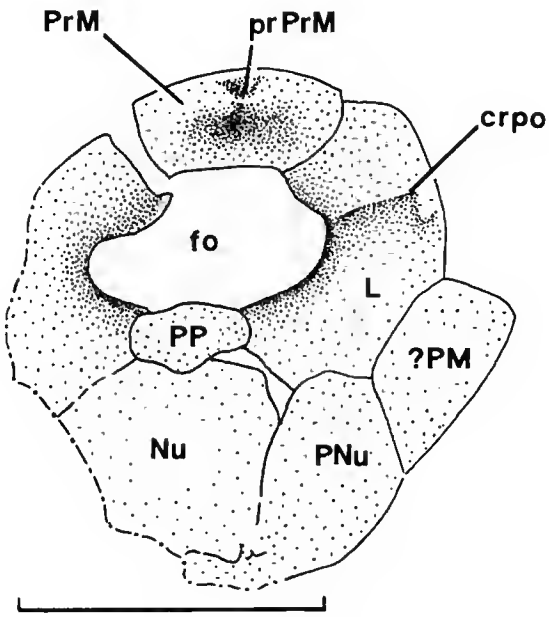


Fig. 28. — Antiarcha gen. et sp. indet. Suite de Bac Bun, Dông Mo. Empreinte de la face ventrale d'un toit crânien incomplet (VND 37 — DS 04B). (Dessin à la chambre claire. Échelle : 10 mm.)

Enfin, toujours des mêmes niveaux de la Formation de Sika, proviennent plusieurs plaques MDA. L'une (pl. VI, 7) est large, ovale, et a une surface externe peu ornementée. L'autre, dont seule l'empreinte de la face interne est connue (pl. VII, 1), est naviforme, avec un très long bord antérolatéral et diffère des plaques MDA de tous les autres Antiarches du gisement, notamment par la forte pente de ses versants. Enfin, une grande plaque supposée MDA (pl. VII, 12), conservée en empreinte et provenant du point DS 04 de Dông Mo, diffère également des autres formes d'Antiarches du même gisement.

ACANTHODII Owen, 1846

Nostolepis? sp.
(Pl. VIII, 1-3)

L'attaque à l'acide formique d'un échantillon calcaire du sommet de la Suite de Bac Bun à Trang Xa (DS 17C) a permis d'isoler quelques écailles d'Acanthodiens associées à des écailles de *Yunnanolepis*, de *Youngolepis*, ainsi qu'à quelques débris d'exosquelette de Galéaspides (pl. VIII, 6) et d'Antiarches. Ces écailles d'Acanthodiens ont une couronne élevée, au col parfois percé de foramens nourriciers (pl. VIII, 1). La surface de la couronne porte quelques crêtes saillantes s'étendant plus ou moins vers l'arrière.La morphologie de ces écailles rappelle celle de *Nostolepis*, mais l'état de recristallisation du matériel est tel qu'aucun argument histologique ne peut être apporté à l'appui de cette ressemblance.

OSTEICHTHYES Huxley, 1880

SARCOPTERYGII Romer, 1955

YOUNGOLEPIS Zhang & Yu, 1981

Youngolepis cf. **Y. praecursor** Zhang & Yu, 1981
(Fig. 29-32; pl. VII, 3-10, VIII, 5)

Les nombreux restes de Sarcoptérygiens aux os dermiques recouverts de cosmine que l'on rencontre tant dans la Formation de Sika que dans la Suite de Bac Bun avaient été reconnus depuis longtemps et signalés par Dovjikov (1965) sous le nom de « *Porolepis* sp. », selon une détermination de D. V. Obruchev. A cette époque, cette détermination, fondée sur des écailles et os dermiques isolés, était tout à fait justifiée par leur étroite ressemblance morphologique et histologique avec ceux de *Porolepis* du Dévonien inférieur d'Europe. Depuis lors, la découverte et l'excellente description de *Youngolepis praecursor* M. M. Zhang & X. Yu (1981; M. M. Chang, 1982) du Dévonien inférieur de la Formation de Cuifengshan (Yunnan) permet de distinguer nettement cette forme orientale du genre *Porolepis* proprement dit, quoique les deux taxons appartiennent très probablement à un même groupe comprenant également les Dipneustes (v. discussion *in* Gardiner, 1984; M. M. Chang, 1982; Janvier, 1986). Le matériel plus complet découvert à Dông Mo montre clairement que la plupart de ces restes de Sarcoptérygiens sont très semblables à *Y. praecursor*, avec toutefois quelques différences qui peuvent être attribuées à la variation individuelle, remarquablement forte chez ces formes (M. M. Chang, 1982, pl. 6, 7), surtout en ce qui concerne les proportions relatives

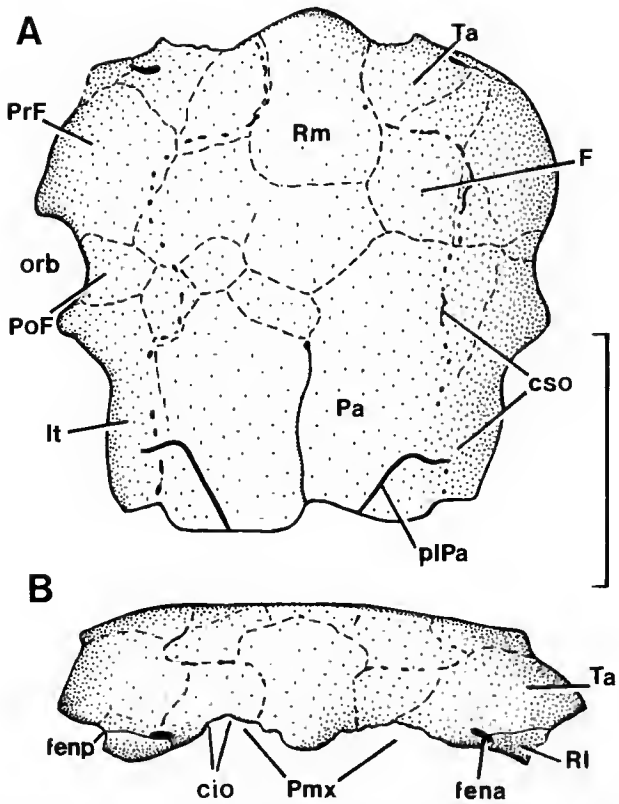


FIG. 29. — *Youngolepis* cf. *Y. praecursor* Zhang & Yu. Suite de Bac Bun, Dông Mo. Division orbito-ethmoïdienne du crâne (VND 17a — DS 04) en vues dorsale (A) et antérieure (B). (Dessin à la chambre claire. Échelle : 5 mm. Les sutures en tireté sont celles que l'on entrevoit sous la cosmine, en immersion.)

des divisions orbito-ethmoïdienne et otico-occipitale du crâne ou le degré d'oblitération des sutures entre les os dermiques.

MATÉRIEL : L'essentiel du matériel à notre disposition est représenté par deux divisions orbito-ethmoïdiennes isolées (VND 17a, fig. 29, pl. VII, 3; VND 20a, fig. 30 A, pl. VII, 4), une division otico-occipitale isolée (VND 30a, fig. 30 B, pl. VII, 5), deux mandibules dont l'une n'est qu'une empreinte de la face interne (VND 20f, fig. 30 C, pl. VII, 8; VND 36, fig. 31 B), quelques éléments de la série operculaire (fig. 31 A) et surtout une grande plaque de la joue (VND 44, fig. 32, pl. VII, 6), résultant de la fusion des os jugal, squamosal, quadratojugal et préoperculaire. De nombreuses écailles isolées se rencontrent dans la Formation de Sika et la Suite de Bac Bun (pl. VII, 11).

DESCRIPTION

L'attribution de ce matériel à *Youngolepis* repose sur plusieurs caractères uniques à ce genre, notamment la présence de prémaxillaires indépendants (fig. 29 B; pl. VII, 3), bordés

dorsalement par la partie antérieure du canal sensoriel infraorbitaire (*cio*, fig. 29 B), la fusion de plusieurs os de la joue en une seule grande plaque (fig. 32) et enfin la quasi-absence de sutures visibles sur le toit crânien.

1 — *Division orbito-ethmoïdienne* (fig. 29, 30 A; pl. VII, 3, 4)

Le spécimen VND 17a (fig. 29; pl. VII, 3) est une division orbito-ethmoïdienne assez allongée, dont les prémaxillaires se sont détachés, laissant deux larges encoches de part et d'autre de la région rostrale (*Pmx*, fig. 29 B). Le bord de ces encoches est légèrement festonné en raison de la présence le long de la suture pour les *Pmx* de larges pores du canal sensoriel infraorbitaire (*cio*, fig. 29 B). Un léger écrasement du spécimen a provoqué l'apparition de quelques fêlures dans la cosmine, dont certaines semblent suivre le trajet de sutures profondes entre les os dermiques, comme le suggère notamment une certaine symétrie dans leur distribution (fig. 29 A). La seule suture parfaitement visible est celle qui sépare les deux pariétaux (*Pa*, fig. 29, 30 A; nous appliquons ici la terminologie proposée par SCHULTZE & ARSENAULT 1985, pour les Ostéolépiformes et les Tétrapodes) et qui se termine vers l'avant au niveau du bombement pinéal, en l'absence de foramen pinéal. On distingue quelques sutures délimitant peut-être l'intertemporal (*It*, fig. 29 A), les post- et préfrontaux (*PoF*, *PrF*, fig. 29 A), les frontaux (*F*, fig. 29 A) et un rostral médian (*Rm*, fig. 29 A). La narine antérieure (*fena*, fig. 29 B, 30 A2) s'ouvre sur la suture entre deux os dermiques qui peuvent être respectivement le tectal antérieur et le rostral latéral (*Ta*, *Rl*, fig. 29, 30 A2). Le trajet du canal sensoriel supraorbitaire (*cso*, fig. 29) est indiqué par une série sinueuse de larges pores, tout comme chez *Y. praecursor* (CHANG, 1982, fig. 5). Sur la partie postérieure des pariétaux se dessine une pit-line (*plPa*, fig. 29 A, 30 A1). Les orbites (*orb*, fig. 29 A) occupent une position assez éloignée du bord rostral antérieur.

Le spécimen VND 20a (fig. 30 A; pl. VII, 4) présente des proportions très différentes de celles du spécimen précédent. Les pariétaux sont extrêmement courts, le museau plus obtus et la région préorbitaire très courte. En vue ventrale, on peut y voir la narine antérieure (*fena*, fig. 30 A2) s'ouvrant entre la région rostrale du toit crânien et un large os indépendant, qui peut être interprété comme un rostral latéral (*Rl*, fig. 30 A2). En arrière de ce dernier se trouve peut-être le tectal postérieur (*Tp*, fig. 30 A2).

2 — *Division otico-occipitale* (fig. 30 B; pl. VII, 5)

Le spécimen VND 30a (fig. 30 B; pl. VII, 4) est une partie de toit crânien couvrant la division otico-occipitale. Il ne présente pratiquement aucune suture à l'exception d'une toute petite partie de celle qui sépare postérieurement les postpariétaux (*Ppa*, fig. 30 B). Sur le côté gauche de la pièce, au niveau de la limite probable entre tabulaire et supratemporal, la cosmine présente des irrégularités disposées en rosette qui correspondraient à une cicatrice ou blister (*bl*, fig. 30 B). En arrière se trouvent les pit-lines transverses et obliques du postpariétal (*pltr*, *plobl*, fig. 30 B). Ce spécimen est identique à certaines régions otico-occipitales de *Y. praecursor* du Yunnan (M. M. CHANG, 1982, fig. 5 : B, C).

3 — *Mandibule* (fig. 30 C, 31 B; pl. VII, 8, 10)

La mandibule VND 20f (fig. 30 C; pl. VII, 8) est identique à celle de *Y. praecursor* (M. M. CHANG, *sous presse*) et, dans une certaine mesure, très semblable à celle de *Powichthys*

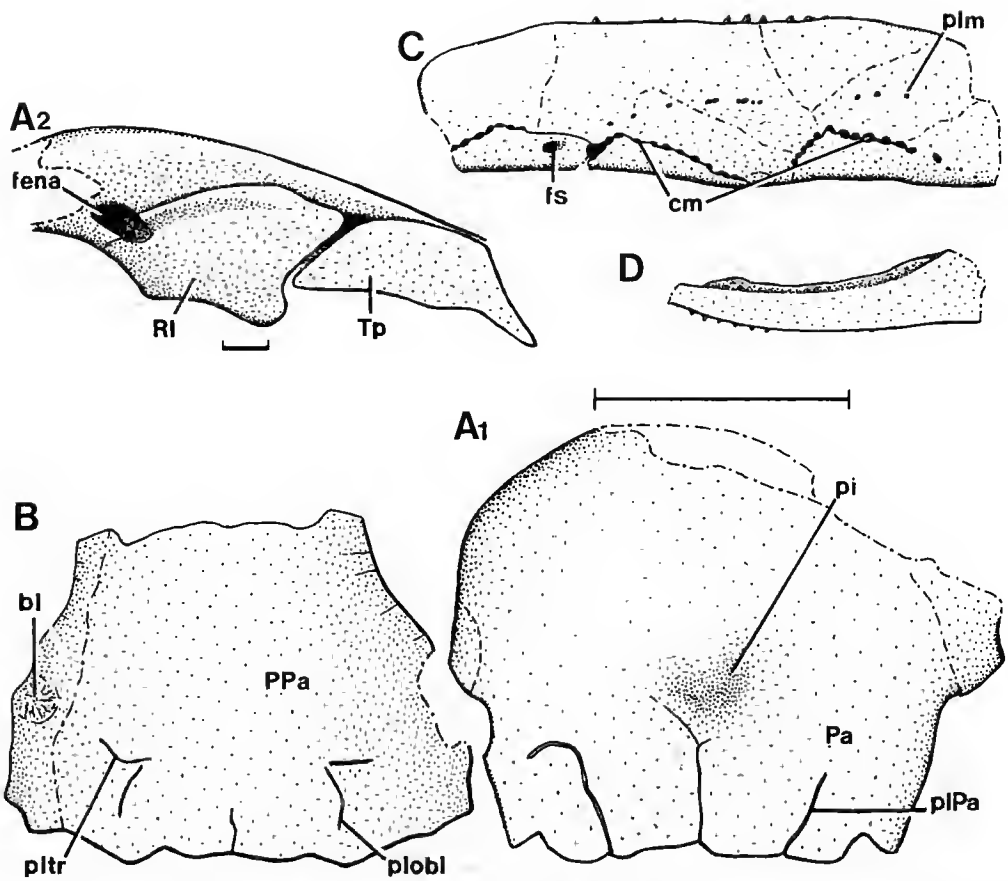


FIG. 30. — *Youngolepis* cf. *Y. praecursor* Zhang & Yu, Suite de Bac Bun, Dông Mo : A, division orbito-ethmoïdienne du crâne (VND 20a — DS 04) en vue dorsale (A1) et vue de trois quarts gauche (A2); B, division otico-occipitale (VND 30a — DS 04), vue dorsale; C, mandibule droite incomplète (VND 20f — DS 04), vue latérale; D, maxillaire droit incomplet? (VND 20c — DS 04), vue latérale. (Dessins à la chambre claire. Échelle : 10 mm.)

thorsteinssoni Jessen (1980, fig. 1) du Dévonien inférieur du Canada Arctique. Dans ces deux espèces, comme sur la pièce de Dông Mo, les pores du canal sensoriel mandibulaire (*cm*, fig. 30 C) dessinent une série de festons le long du bord ventral où ils sont accompagnés de deux ou trois grandes fossettes (*fs*, fig. 30 C) de fonction inconnue et propres à ces deux genres. L'empreinte de la face interne VND 36 (fig. 31 B) montre un grand préarticulaire (*prart*, fig. 31 B) qui s'amincit rapidement vers l'avant et trois fosses d'insertion dont certaines contiennent un ou deux crocs coronoïdiens (*cor*, fig. 31 B), et entre lesquelles pénètrent, au moins dans la partie postérieure de la mandibule, des expansions dorsales du préarticulaire. La fosse pour les muscles adducteurs de la mandibule (*adm*, fig. 31 B) est assez vaste.

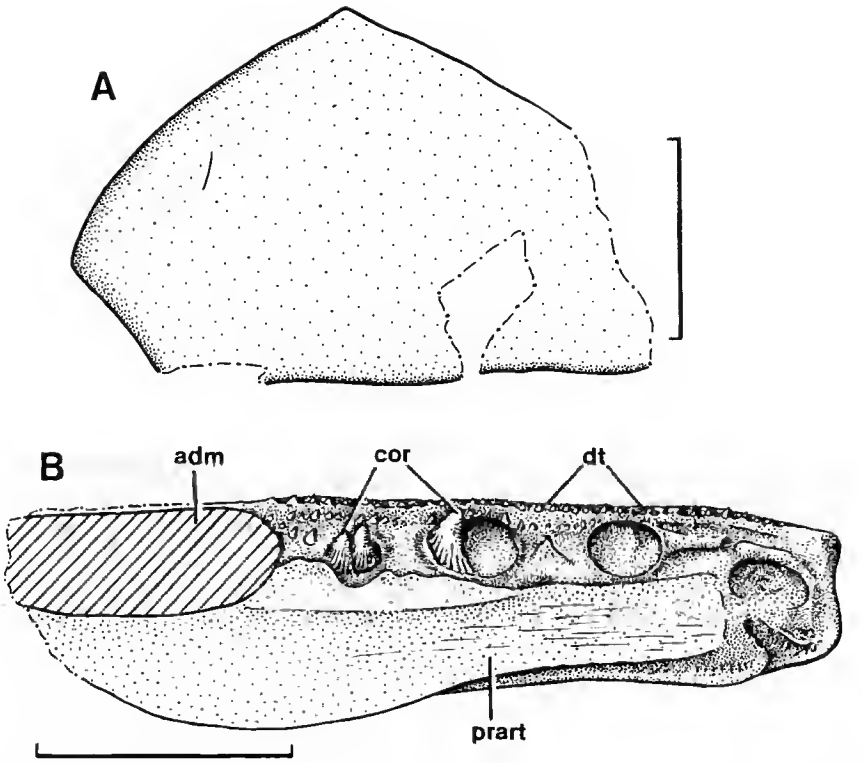


Fig. 31. — *Youngolepis* cf. *Y. praecursor* Zhang & Yu : A, opercule gauche isolé, vue latérale (VND 49a — DS 15), Suite de Bac Bun, Trang Xa ; B, mandibule gauche incomplète, vue médiale (VND 36 — DS 07), Formation de Sika, Dông Mo (Tong Lot). (Dessins à la chambre claire. Échelle : 10 mm.)

4 — *Maxillaire*

Un petit fragment d'os dermique portant de minuscules dents (fig. 30 D) est sans doute une portion de la branche antérieure du maxillaire.

5 — *Os dermiques de la joue* (fig. 31, 32)

L'attribution des os de la joue est malaisée car ceux-ci ne sont connus en place que sur un seul spécimen de *Y. praecursor* (M. M. Chang, *sous presse*). Toutefois, une comparaison avec les divers spécimens de *Porolepis spitsbergensis* et *P. brevis* du Dévonien inférieur du Spitsberg a permis certaines identifications. Le spécimen le plus remarquable est une grande plaque subtriangulaire provenant de la Suite de Bac Bun à Trang Xa (fig. 32 ; pl. VII, 6), sur laquelle on observe une série de pores de la ligne latérale, formant un arc régulier (*cpop*, fig. 33). Cette pièce est identique à celle qui, chez *Y. praecursor*, résulte de la fusion des os jugal, squamosal, préoperculaire et quadratojugal (M. M. Chang, *sous presse*).

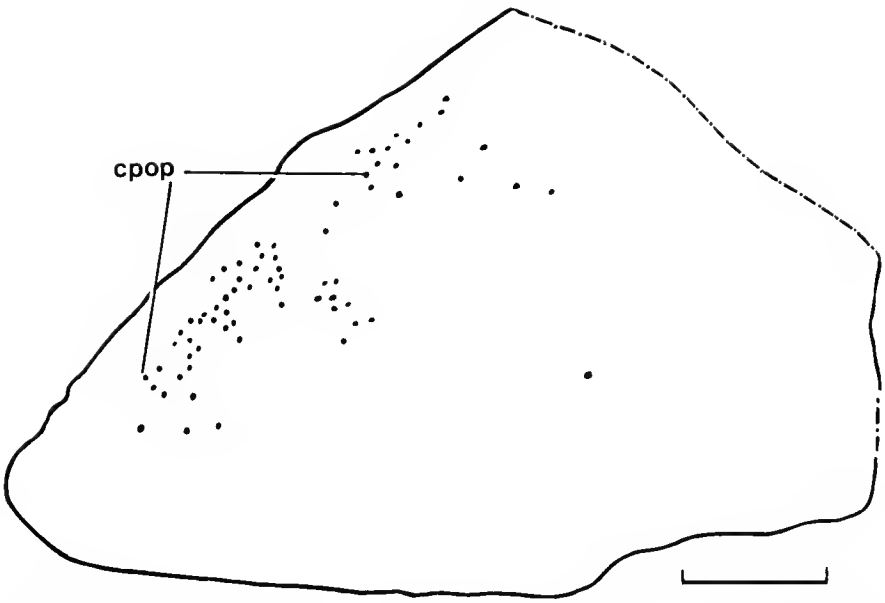


FIG. 32. — *Youngolepis* cf. *Y. praecursor* Zhang & Yu. Suite de Bac Bun, Trang Xa. Joue droite isolée, vue latérale (VND 44 — DS 14). (Dessin à la chambre claire. Échelle : 10 mm.)

D'autres pièces isolées (fig. 31 A; pl. VII, 7) appartiennent sans doute à la série operculaire.

6 — *Écailles*

Les écailles attribuables à *Youngolepis* sont très abondantes et parfois de très grandes dimensions (de l'ordre de 20 à 25 mm de hauteur). Celles des flancs de la partie antérieure du tronc possèdent un processus dorsal très développé (pl. VII, 11), et la limite dorsale de la cosmine y est légèrement concave. Sur les écailles de la région caudale, la cosmine se résout en rides parallèles séparées par des séries de pores qui évoquent l'aspect de la ganoïne des Actinoptérygiens (pl. VIII, 5).

SARCOPTERYGII gen. et sp. indet.

Une mandibule isolée incomplète (pl. VII, 9), de la partie sommitale de la Formation de Sika, diffère assez profondément de celles qui sont attribuables à *Youngolepis*. Sa courbure est beaucoup plus prononcée et son bord oral est légèrement introversé, portant de petites dents coniques penchées vers l'avant, ainsi qu'un champ de tubercules étoilés passant latéralement à de la cosmine. Sur sa face interne, on remarque la trace de quelques fosses pour des crocs coronoïdiens, qui devaient être larges de base et au nombre de deux ou trois seulement.

DIPNOI Müller, 1844

Dans ce nouveau matériel de Dông Mo et Trang Xa, aucun élément attribuable à un Dipneuste typique n'a été reconnu. Cependant, des os dermiques couverts de cosmine et présentant des lignes de Westoll, ainsi qu'une plaque dentaire préarticulaire typique ont été identifiés dans la Formation de Bac Bun à Trang Xa (TONG-DZUY & JANVIER, 1987, fig. 8 A, B, pl. 1 : 4d).

CONCLUSIONS

Les faunes de Vertébrés de la Formation de Sika et de la Suite de Bac Bun décrites ici confirment largement les étroites affinités biogéographiques du Dévonien du Bac Bo (Tonkin) avec celui de la Chine méridionale. Cette ressemblance se manifeste par l'abondance des Galéaspides et des Antiarches Yunnanolépiformes et Procondylolépiformes, ainsi que par la présence du Sarcoptérygien *Youngolepis*. La singularité de la faune de Vertébrés du Dévonien inférieur du bloc sud-chinois a souvent été considérée comme l'indication d'un isolement géographique de cette région par rapport aux deux grandes masses continentales reconnues à cette époque (YOUNG, 1984*a*), soit d'une part le Gondwana et d'autre part l'Euramérique. Toutefois, les reconstitutions paléogéographiques détaillées du domaine chinois montrent que cet endémisme des Vertébrés (et aussi d'autres taxons) n'est pas forcément lié à un éloignement de la masse continentale sud-chinoise par rapport aux autres cratons. En effet, il apparaît clairement que, du Silurien au Dévonien moyen, une grande partie de la Chine du Sud et du Viêt Nam du Nord était occupée par une mer épicontinentale presque entièrement fermée (H. Z. WANG, 1985). Celle-ci n'était ouverte que vers le sud-ouest et peut-être le nord-ouest. Cette situation de mer fermée devait être extrêmement favorable à des phénomènes d'endémisme, d'autant que les Vertébrés qui y vivaient étaient étroitement liés aux zones côtières, lagunaires ou deltaïques peu profondes.

Dans les deux gisements viêtnamiens étudiés ici, on peut suivre l'installation progressive d'un régime de plus en plus nettement marin. Les grès rouges de la Formation de Sika ont classiquement été considérés comme représentant un faciès continental par analogie avec les Vieux Grès Rouges d'Europe. Or, depuis plusieurs années, on assiste à une mise en question de cette interprétation traditionnelle (GOUJET, 1984) et l'on tend à considérer que le faciès Vieux Grès Rouges n'est pas forcément d'origine continentale, mais représente, dans beaucoup de cas, un faciès de marge continentale sous influence marine. C'est vers le sommet de la Formation de Sika que l'on voit apparaître les premiers restes de Vertébrés, essentiellement des écailles de *Youngolepis*, mais aussi parfois des Galéaspides (TONG-DZUY & JANVIER, 1987). Peu à peu s'installent des calcaires phosphatés riches en Vertébrés (Antiarches, *Youngolepis*, Galéaspides), dont la couleur sombre indique un taux important de matière organique et qui correspondent probablement à un dépôt de lagune calme ou de delta. Jusqu'alors, aucun

Conodonte, Acritarche, Chitinozoaire ou spore n'y a été trouvé. Ces calcaires passent progressivement à la Suite de Mia Lé, dont l'abondance des faunes d'Invertébrés atteste du régime marin franc. Au niveau de la transition entre les suites de Bac Bun et de Mia Lé, on trouve quelques restes de Vertébrés associés à des Invertébrés marins. Le spécimen SVD 45 (pl. VII, 12), de Trang Xa, par exemple, montre un fragment de cleithrum (probablement de *Youngolepis*) associé à une empreinte de *Howittia wangi*. D'autre part, un petit bloc provenant de la même localité et suffisamment calcaire pour être attaqué à l'acide formique dilué a livré des écailles d'Acanthodiens, de *Youngolepis* et d'Antiarches, associées à un Conodonte incomplet, mais qui indique quand même un milieu marin. Parmi ces microrestes de Vertébrés se trouve une tessère isolée, portant de gros tubercules mousses aux bords dentelés, qui évoquent l'exosquelette de certains Hétérostracés (pl. VIII, 6), mais que nous attribuons ici à un Galéaspide. Il est à noter qu'aucune écaille ou épine d'Acanthodien n'a été trouvée dans les niveaux de la Suite de Bac Bun qui ont livré des Antiarches et des Galéaspides articulés (DS 07, DS 04). En somme, la série du Dévonien inférieur du Bac Bo montre, comme dans le Dévonien du Spitsberg, par exemple, l'accentuation progressive de la sédimentation marine en bordure d'une plateforme. Là aussi, les restes de Vertébrés sont les premiers à apparaître. Ceci s'explique d'une part par le fait que les Vertébrés supportent mieux les variations de salinité que la plupart des Invertébrés marins (à l'exception des Lingules) et, donc, peuvent survivre dans des lagunes sursalées ou dans des deltas à faible salinité, et d'autre part par le fait que leur squelette phosphaté se fossilise mieux dans les milieux sableux, pauvres en carbonates, que le test calcitique ou aragonitique de la plupart des Invertébrés.

Cette étude, complétant celle de TONG-DZUY & JANVIER (1987), permet de donner pour les gisements de Trang Xa et Dông Mo les listes de Vertébrés suivantes :

Trang Xa

— Formation de Sika : *Youngolepis* sp.;
— Suite de Bac Bun : *Polybranchiaspis* sp., *Yunnanolepis* sp., *Chuchinolepis* sp., ? *Nostolepis* sp., ? *Szeaspis* sp., *Youngolepis* sp., Dipnoi gen. et sp. indet.

Dông Mo

— Formation de Sika : *Polybranchiaspis* sp., *Yunnanolepis* cf. *Y. parvus* Zhang, Antiarcha gen. et sp. indet., *Youngolepis* sp.;
— Suite de Bac Bun : *Polybranchiaspis* sp., *Yunnanolepis bacboensis* n. sp., *Y. deprati* n. sp., *Chuchinolepis dongmoensis* n. sp., *Vanchienolepis langsonensis* n. g., n. sp., *Youngolepis* cf. *Y. praecursor* Zhang & Yu, Sarcopterygii gen. et sp. indet.

Les différences mineures entre les faunes de ces deux gisements (présence d'un Dipneuste typique à Trang Xa seulement, et de *Vanchienolepis* à Dông Mo seulement) peuvent s'expliquer par des différences de milieu, la Suite de Bac Bun à Trang Xa semblant correspondre à un milieu légèrement plus carbonaté donc, peut-être, d'influence plus marine.

Sur le plan stratigraphique, cette nouvelle étude confirme les conclusions de TONG-DZUY & JANVIER (1987) sur une corrélation possible avec la partie moyenne de la Formation de Cuifengshan, en Chine. Toutefois, si *Yunnanolepis bacboensis* et *Chuchinolepis dongmoensis* sont des espèces très voisines de celles du même genre décrites dans la Formation de Cuifengshan, il convient de signaler que ni *Y. deprati*, ni *Vanchienolepis* n'ont été signalés en Chine. Le cas de *Vanchienolepis* est particulièrement intéressant car il confirme l'existence de

Sinolepidae dès le Dévonien inférieur, ce que l'on pouvait prédire du fait de la position de cette famille comme groupe-frère des autres Euantiarches dans la phylogénie des Antiarches (JANVIER & PAN, 1982). Cette famille d'Euantiarches primitifs est également un élément biogéographique important, car elle est commune à la Chine, au nord du Viêt Nam et à l'Australie (YOUNG, 1984). Ceci montre que des éléments longtemps considérés comme endémiques au domaine chinois peuvent s'étendre à des régions voisines, impliquant ainsi l'existence de relais épicontinentaux au moins entre le Gondwana oriental et le domaine chinois.

Remerciements

Les auteurs adressent leurs sincères remerciements à MM. NGUYÊN HUU HUNG et DOAN NHAT TRUONG (Institut de Géologie et des Ressources Minérales, Hanoï), TA HOA PHUONG (Université de Hanoï) et KIEU QUI NAM (Institut des Sciences de la Terre, Viên Khoa Hoc Viêt Nam) pour leur aide dans les recherches sur le terrain. Ce travail a été réalisé dans le cadre du séjour de l'un des auteurs (TONG-DZUY Thanh) à l'Institut de Paléontologie du Muséum national d'Histoire naturelle (Paris), grâce à une allocation du Ministère des Affaires Étrangères français. Les missions (1985-1989) du second auteur (Philippe JANVIER) ont été faites dans le cadre de la convention entre le Vien Khoa Hoc Viêt Nam (Hanoï) et le CNRS (Paris). Les auteurs remercient J. BRONDEL et E. MOLIN pour la saisie du texte, D. SERRETTE pour les photographies et C. CHANCOGNE pour les photographies au MEB. Ils sont également redevables à Mme CHANG MEE-MANN (Pékin) de nombreux conseils et informations inédites sur *Youngolepis*, ainsi qu'à M. Alain BLIECK (Lille), pour ses conseils.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

CAO, R., 1985. — Pisces, p. 106-117. *In* : The Middle Silurian and Early Devonian stratigraphy and palaeontology in Qujing District, Yunnan (FANG R., *et al.* eds). Yunnan Acad. Sci., Kunming (en chinois).

CHANG (Zhang), K. J., 1978. — Early Devonian antiarchs from Chuifengshan, Yunnan, p. 292-293. *In* : Symposium on the Devonian System of South China 1974. Geol. Press, Pékin (en chinois).

CHANG (Zhang), M. M., 1982. — The braincase of *Youngolepis*, a lower Devonian crossopterygian from Yunnan, south-western China. *G.O.T.A.B.*, Stockholm : 1-113.

— *Sous presse.* — Head exoskeleton and shoulder girdle of *Youngolepis*. *Vertebr. palasiat.*

DENISON, R. H., 1978. — Placodermi. *In* : Handbook of Paleoichthylogy (H. P. Schultze ed.), Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, **2** : 1-128.

DOVJIKOV, A. E. (éd.), 1965. — Geologia Severnogo Vietnama [Géologie du Nord-Viêt Nam]. Tông Cue Dia Chât Nuoc Viêt Nam Dân-Chu Công-Hoa, Hanoï : 1-688 (en russe).

DUONG XUAN HAO *et al.*, 1980. — Hoa thach dac trung o Mien Bac Viêt Nam [Les fossiles caractéristiques du Nord du Viêt Nam]. Nha Xuat Ban Khoa Hoc — Ky thuât, Hanoï : 1-600 (en viêtnamien).

GARDINER, B. G., 1984. — Devonian palaeoniscid fishes. *Bull. Br. Mus. nat. Hist.*, Geol., **37** (4) : 173-428.

GOUJET, D., 1984. — Les poissons placodermes du Spitsberg. *Cah. Paléont.*, Éd. CNRS, Paris : 1-284.

JANVIER, P., 1986. — Les nouvelles conceptions de la phylogénie et de la classification des « Agnathes » et des Sarcoptérygiens. *Océanis*, Paris, **12** (3) : 123-238.

— 1990. — La structure de l'exosquelette des Galéaspides. *C. r. Acad. Sci., Paris*, **310** (2) : 655-659.

JANVIER, P., & PAN JIANG, 1982. — *Hyrcanaspis bliecki* n. g., n. sp., a new primitive euantiarch (Antiarcha, Placodermi), from the Middle Devonian of northeastern Iran, with a discussion on antiarch phylogeny. *Neues Jb. Geol. Paläont. Abh.*, **164** (3) : 364-392.

JESSEN, H., 1980. — Lower Devonian Porolepiformes from the Canadian Arctic with special reference to *Powichthys thorsteinssoni* Jessen. *Palaeontographica*, Stuttgart, A, **167** : 180-214.

LIU, S. F., 1973. — Some new acanthodian fossil materials from the Devonian of South China. *Vertebr. palasiat.*, Beijing, **11** : 144-148 (en chinois).

— 1982. — Preliminary note on the Arthrodira from Guangxi, China. *Vertebr. palasiat.*, **22** (2) : 106-114 (en chinois avec résumé en anglais).

LIU, T. S., & K. P'AN, 1958. — Devonian fishes from the Wutung Series near Nanking, China. *Palaeont. sin.*, **141** : 1-41 (en chinois avec résumé anglais).

LIU, Y. H., 1963. — On the Antiarchi from Chutsing, Yunnan. *Vertebr. palasiat.*, Beijing, **7** (1) : 39-46 (en chinois).

LONG, J., & L. WERDELIN, 1986. — A new Late Devonian bothriolepid (Placodermi, Antiarcha) from Victoria, with descriptions of other species from the state. *Alcheringa*, **10** : 355-399.

MANSUY, H., 1915. — Contribution à l'étude des faunes de l'Ordovicien et du Gothlandien du Tonkin. *Mém. Serv. géol. Indochine*, **4** (3) : 1-7.

P'AN, K., & S. T. WANG, 1978. — Devonian Agnatha and Pisces of South China : 298-333. *In* Symposium on the Devonian System of South China 1974. Geol. Press, Pékin (en chinois).

SAURIN, E., 1956. — Lexique Stratigraphique International. Asie 6a. Indochine. Éd. CNRS, Paris : 1-140.

1958. — Le Dévonien en Indochine : sa stratigraphie et corrélation. *Annls Fac. Sci. Saïgon* : 193-221.

SCHULTZE, H. P., & M. ARSENAULT, 1985. — The panderichthyid fish *Elpistostege* : a close relative to tetrapod?. *Palaeontology*, **28** (2) : 293-309.

STENSIÖ, E. A., 1949. — On the Placodermi of the Upper Devonian of east Greenland. 2. Antiarchi : subfamily Bothriolepinae. With an attempt at a revision of the previously described species of that family. *Meddr. Grønland*, **86** : 1-212.

TONG-DZUY, T., 1980. — Stratigraphia devonskikh otlojenii vietnama [Stratigraphie du Dévonien du Viêt Nam]. *Geologia Geophysica*, Nauka, Novosibirsk, **4** : 46-58 (en russe).

TONG-DZUY, T., *et al.*, 1986. — Hê Devon o Viêt Nam [Le Dévonien du Viêt Nam]. Nha Xuat Ban Khoa Hoc Va Ky Thuat, Hanoï : 1-141 (en viêtnamien).

TONG-DZUY, T., & P. JANVIER, 1987. — Les Vertébrés dévoniens du Viêtnam. *Annls Paléont.* (Vert.-Invert.), **73** (3) : 165-194.

TONG-DZUY, T., *et al.*, 1988. — Stratigrafia i tselenteraty Devona Vietnama [Stratigraphie et Coelentérés dévoniens du Viêt Nam]. Stratigraphie, **1** : 1-183; Coelenterata, **2** : 1-248. Nauka, branche sibérienne, Novosibirsk (en russe).

TRAN VAN TRI (éd.), 1977. — Dia Chat Viêt Nam Phan Miên Bac [La géologie du Viêt Nam, partie Nord]. Nha Xuat Ban Khoa Hoc Va Ky Thuat, Hanoï, 354 p. (en viêtnamien).

WANG, H. Z. (éd.), 1985. — Atlas of the palaeogeography of China. Cartographic Publishing House, Beijing, 85 p. (en chinois avec résumé anglais).

WANG, S. T., 1983. — Agnatha from Sichuan, China. *Vertebr. palasiat.*, Beijing, **21** (2) : 97-102 (en chinois avec résumé anglais).

YOUNG, G., 1984*a*. — Comments on the phylogeny and biogeography of Antiarchs (Devonian placoderm fishes), and the use of fossils in biogeography. *Proc. Linn. Soc. N.S.W.*, **107** (3) : 443-473.

— 1984*b*. — Reconstruction of the jaws and braincase in the Devonian placoderm fish *Bothriolepis*. *Paleontology*, **27** (3) : 635-661.

ZHANG (Chang), G., 1978. — The antiarchs from the Early Devonian of Yunnan. *Vertebr. palasiat.*, **16** : 147-186 (en chinois avec résumé anglais).

— 1980. — New material of *Xichonolepis qujingensis* and discussion on some of its morphological characteristics. *Vertebr. palasiat.*, **18** (4) : 272-280 (en chinois avec résumé anglais).

— 1984. — New form of Antiarchi with primitive brachial process from Early Devonian of Yunnan. *Vertebr. palasiat.*, **22** (2) : 82-91 (en chinois avec résumé anglais).

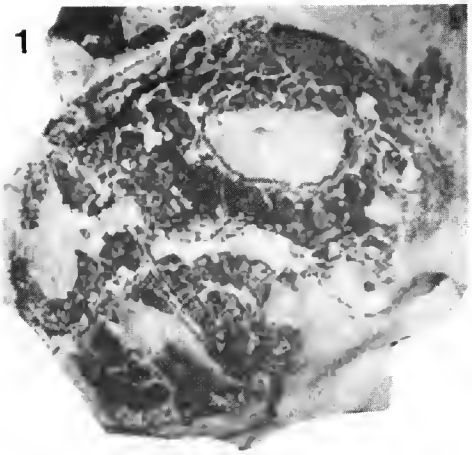
ZHANG (Chang), M. M., 1980. — Preliminary note on a Lower Devonian antiarch from Yunnan, China. *Vertebr. palasiat.*, **28** (3) : 179-190 (en chinois avec résumé anglais).

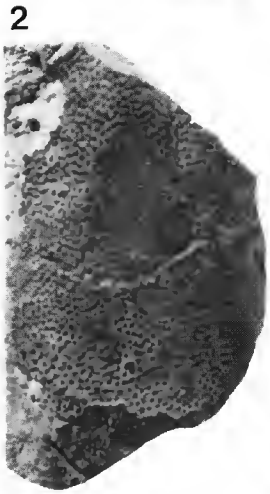
ZHANG (Chang), M. M., & X. YU, 1981. — A new crossopterygian, *Youngolepis praecursor* gen. et sp. nov., from the Lower Devonian of E. Yunnan, China. *Scientia sin.*, **24** : 89-97.

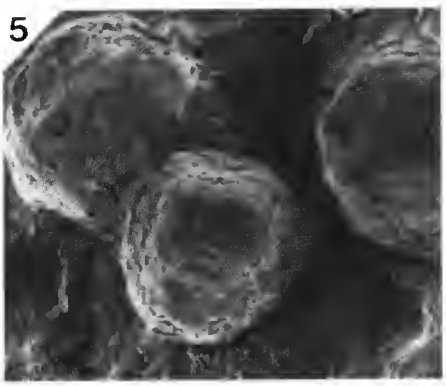
PLANCHE I

Polybranchiaspis sp., Suite de Bac Bun, Dévonien inférieur, Dông Mo (province de Lang Son) et Trang Xa (province de Bac Thaï), Viêt Nam.

1 — Partie antérieure du bouclier exosquelettique, vue ventrale (VND 15 — DS 04). × 2.
2 — Fragment d'exosquelette du bouclier, vue externe (VND 38 — DS 04). × 3.
3 — Fragment d'exosquelette du bouclier, vue externe, photographie au MEB (VND 1 — DS 04). × 45. (D'après JANVIER, 1990.)
4 — Section verticale dans l'exosquelette du bouclier, en lumière polarisée (VND 3 — DS 04). × 145. (D'après JANVIER, 1990.)
5 — Écailles isolées, photographie MEB (VND 20 — DS 04). × 45.
6 — Section verticale dans l'exosquelette de la partie postérieure du bouclier. Lumière naturelle (VND 16 — DS 04). × 100. (D'après JANVIER, 1990.)







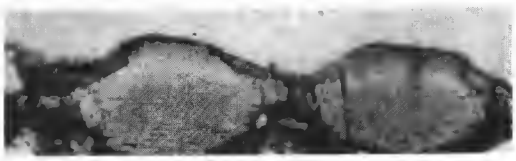
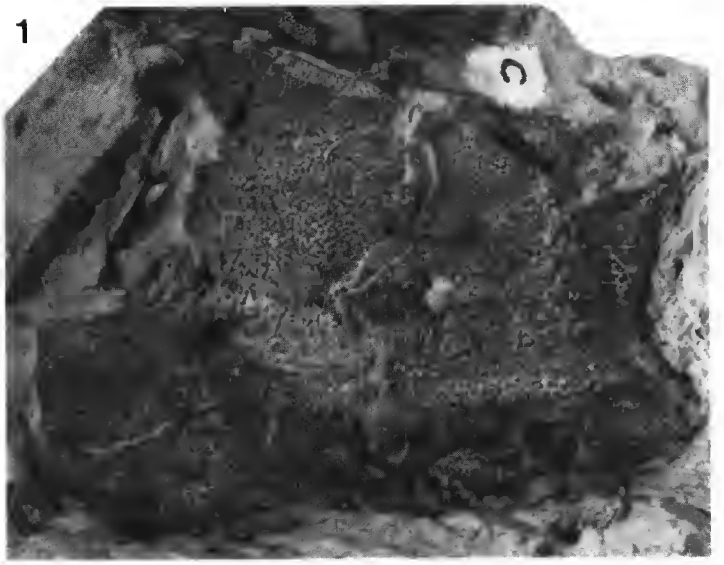


PLANCHE I

PLANCHE II

Yunnanolepis bacboensis n. sp., Suite de Bac Bun, Dévonien inférieur, Dông Mo, Province de Lang Son, Viêt Nam.

1 — Cuirasse thoracique incomplète (VND 32c — DS 04), holotype, vue latérale gauche. × 2.
2 — Cuirasse thoracique incomplète (VND 31a — DS 04), vue latérale gauche. × 2.



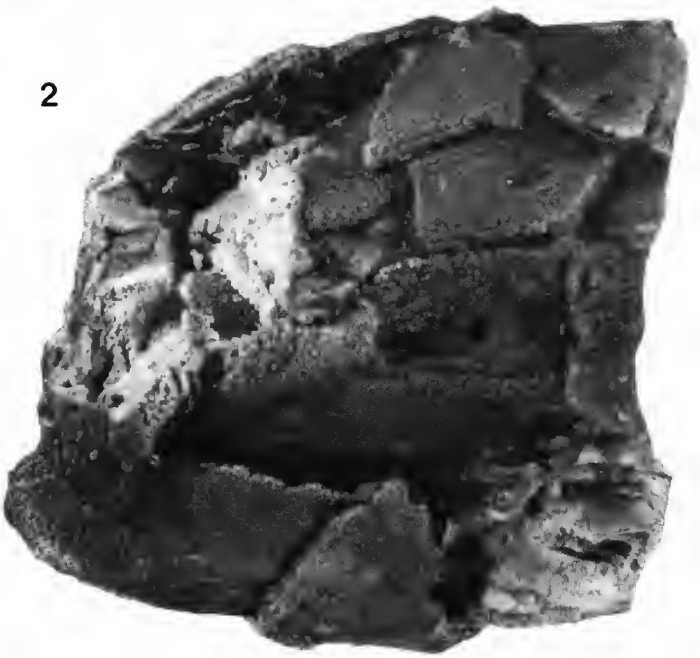


PLANCHE II

PLANCHE III

Antiarcha, Suite de Bac Bun, Dévonien inférieur, Dông Mo, Province de Lang Son, Viêt Nam.

1 — Ensemble de plaques portées par le bloc VND 26 — DS 04, comprenant (1a) : une plaque AVL droite de *Chuchinelopis dongmoensis* n. sp. (*Cd*, VND 26d), en vue ventrolatérale, une partie proximale de nageoire pectorale rapportée à *C. dongmoensis* n. sp. (VND 26h, 1b) et une cuirasse thoracique disloquée de *Yunnanolepis deprati* n. sp. (VND 26a, holotype) en vue latérale gauche. 1a, × 2; 1b, × 3.

Yunnanolepis deprati n. sp.

2 — Cuirasse thoracique incomplète (VND 34 — DS 04), vues dorsale (2a) et ventrale (2b). × 2.

Vanchienolepis langsonensis n. g., n. sp.

3 — Cuirasse thoracique incomplète (VND 32a — DS 04, holotype), vue ventrale, × 3.
4 — Plaque AVL gauche (VND 24f — DS 04), vue ventrolatérale, × 3.
5 — Plaque AVL droite (VND 24h — DS 04), vue dorsolatérale, × 3.
6 — Plaque AVL droite (VND 24p — DS 04), vue ventrolatérale, × 3.
7 — Plaque MDA (VND 43d — DS 04), vue ventrale, × 3.
8 — Plaque MDA incomplète (VND 27l — DS 04), vue dorsale, × 3.
9 — Plaque PVL droite (VND 21b — DS 04), vue dorsale, × 3.
10. — Plaques PDL, PL et PVL droites (VND 29a — DS 04), vue médiale, × 3.

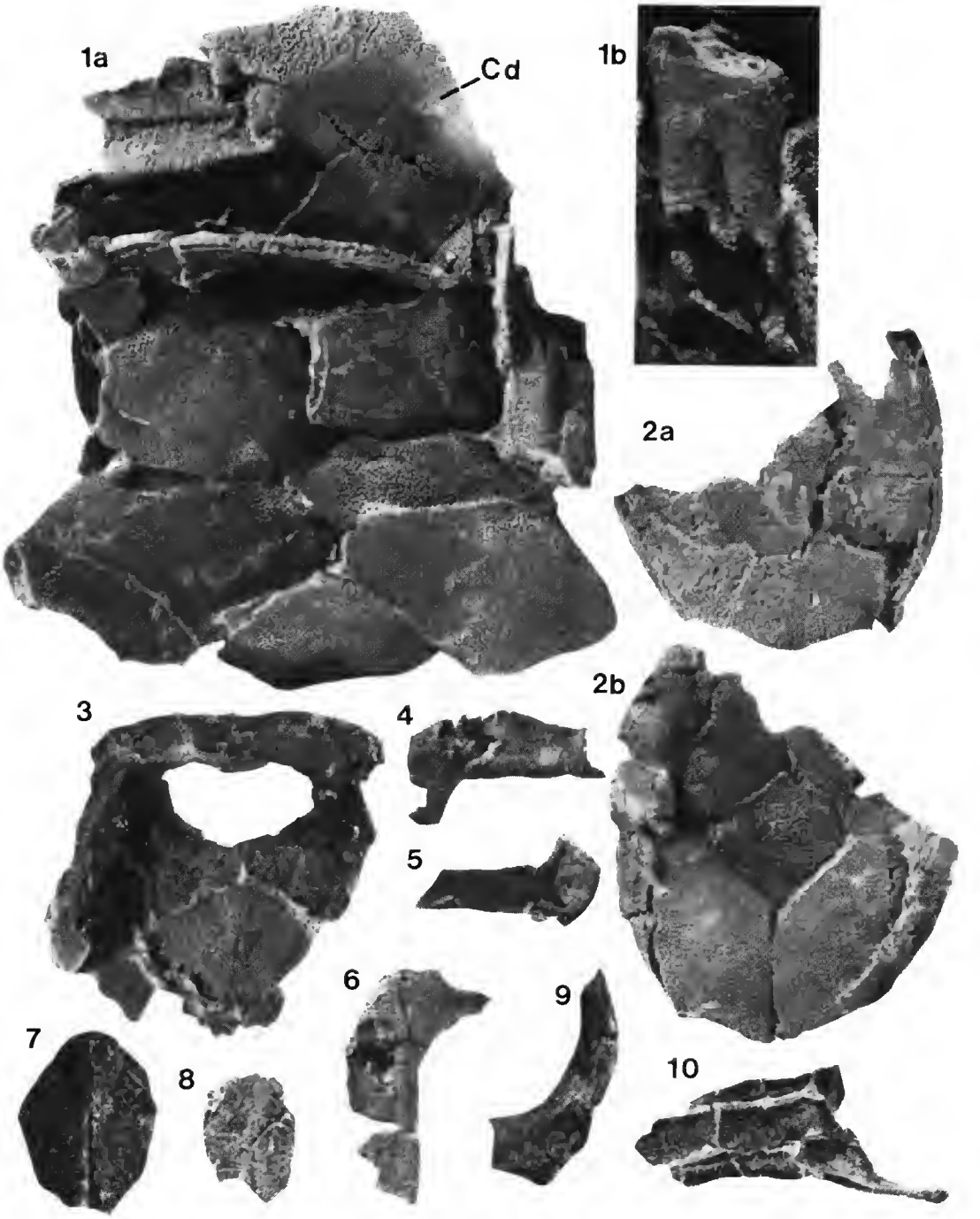


PLANCHE III

Planche IV

Antiarcha, Formation de Sika et Suite de Bac Bun, Dévonien inférieur, Dông Mo (province de Lang Son) et Trang Xa (province de Bac Thaï), Viêt Nam.

Yunnanolepis sp.

1 — Toit crânien incomplet (VND 25a — DS 04), vue dorsale. Suite de Bac Bun, Dông Mo, × 1.
2 — Plaque PrM isolée (VND 27j — DS 04), vue ventrale. Suite de Bac Bun, Dông Mo, × 2.
3 — Toit crânien incomplet (VND 26b — DS 04), vue ventrale. Suite de Bac Bun, Dông Mo, × 2.
4 — Toit crânien incomplet (VND 27g — DS 04), vue dorsale. Suite de Bac Bun, Dông Mo, × 2.
5 — Toit crânien incomplet (VND 17d — DS 04), vue dorsale. Suite de Bac Bun, Dông Mo, × 2.
6 — Plaque PP isolée (VND 22b — DS 04), vue ventrale. Suite de Bac Bun, Dông Mo, × 2.
7, 8. — Plaques sous-orbitaires présumées (7, VND 24c — DS 04; 8, VND 26c — DS 04), Suite de Bac Bun, Dông Mo, × 3.

Yunnanolepis deprati n. sp.

9 — Plaque AVL gauche (VND 27o — DS 04), vue ventrale. Suite de Bac Bun, Dông Mo, × 2.
10 — Cuirasse thoracique incomplète (VND 24m — DS 04), vue dorsale. Série de Bac Bun, Dông Mo, × 2.

Chuchinolepis dongmoensis n. sp.

11 — Plaque MDA incomplète (VND 28 — DS 14), vue ventrale. Suite de Bac Bun, Trang Xa, × 1.

Yunnanolepis cf. *Y. parvus* Zhang

12 — Moulage interne de la cuirasse et du toit crânien (VND 40 — DS 07), vues dorsale (12a), latérale (12b) et de trois quarts gauche (12c), afin de montrer le récessus thoracique latéral, Formation de Sika, Dông Mo (Tong Lot), × 2.

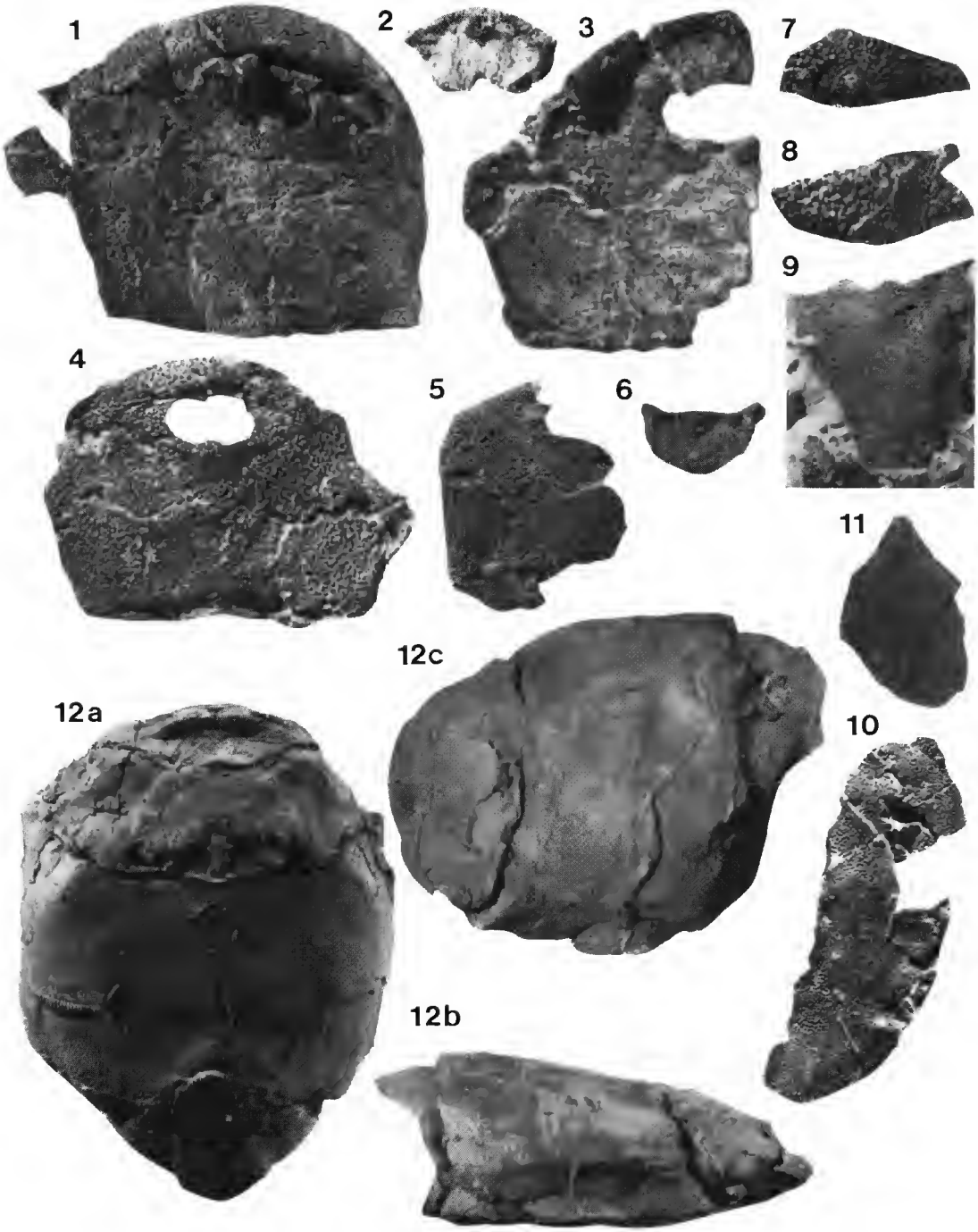


PLANCHE IV

PLANCHE V

Chuchinolepis dongmoensis n. sp. Suite de Bac Bun, Dévonien inférieur, Dông Mo, province de Lang Son, Viêt Nam.

1 — Cuirasse thoracique incomplète (en partie recouverte par un toit crânien de *Yunnanolepis* sp.) (VND 25b — DS 04, holotype), vue latérale gauche, × 1.
2 — Toit crânien déformé (VND 27a — DS 04), vue dorsale, × 2.
3-5 — Plaques L isolées (3, gauche, VND, 24i — DS 04; 4, droite, VND 25e — DS 04; 5, droite, VND 24j — DS 04), vue dorsale, × 2.
6 — Plaque PrM isolée (VND 21a — DS 04), vue dorsale, × 2.
7 — Plaque AVL droite (VND 27c — DS 04), vue ventrolatérale sous deux éclairages différents (a, b) afin de faire ressortir le processus parabrachial, × 2.
8 — Plaque AVL gauche isolée (VND 27d — DS 04), vue postérolatérale, × 3.
9 — Plaque PDL isolée et incomplète (VND 27b — DS 04), vue dorsale, × 1.
10 — Plaque MDA incomplète isolée (VND 28 — DS 04), vue ventrale, × 1.
11 — Plaque MDA (VND 32d — DS 04), vue ventrale, × 1.
12 — Plaque PDL gauche (VND 26e — DS 04), vue latérale, × 1.
13 — Plaque PL gauche (VND 26f — DS 04), vue latérale, × 2.
14 — Plaque Mll (VND 27f — DS 04), vue médiale, × 2.
15 — Plaque présumée Mm (VND 27r — DS 04), vue médiale, × 2.

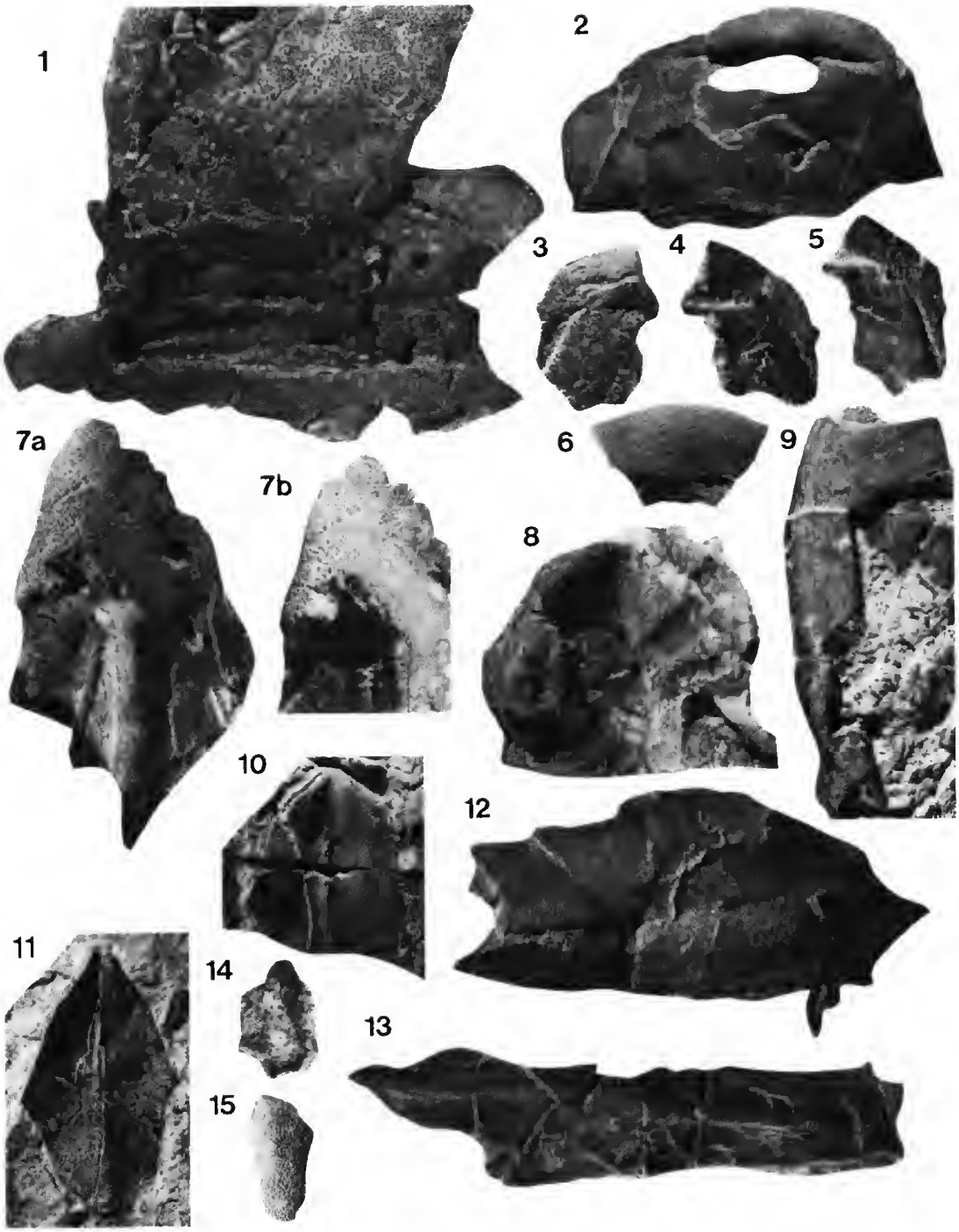


PLANCHE V

PLANCHE VI

Chuchinolepis dongmoensis n. sp. Suite de Bac Bun, Dévonien inférieur, Dông Mo, Province de Lang Son, Viêt Nam.

1 — Plaque AVL droite (VND 25d — DS 04), vues ventrale (1a) et dorsale (1b) et vue de détail de la région postbranchiale (1c), × 2 (1a, 1b) et × 7 (1c).
2 — Plaque PVL incomplète (VND 17g — DS 04), vue ventrale, × 2.
3 — Plaque PVL incomplète, associée à une plaque MDA (VND 16d — DS 04), vue ventrale, × 2.
4 — Plaque MDA (VND 18c — DS 04), vue ventrale, × 1.

Yunnanolepis sp.

5 — Fragment de la région articulaire d'une plaque ADL de grande taille (VND 24r — DS 04), vues latérale (a) et antérieure (b), Suite de Bac Bun, Dông Mo. × 1.

Antiarcha gen. et sp. indet.

6 — Plaque présumée MDP conservée en empreinte (VND 42 — DS 07), faces latérales gauche (a) et droite (b), Formation de Sika, Dông Mo (Tong Lot), × 3.

Antiarcha gen. et sp. indet.

7 — Plaque MDA (VND 35 — DS 07), empreinte des faces ventrale (a) et dorsale (b), Formation de Sika, Dông Mo (Tong Lot), × 1.

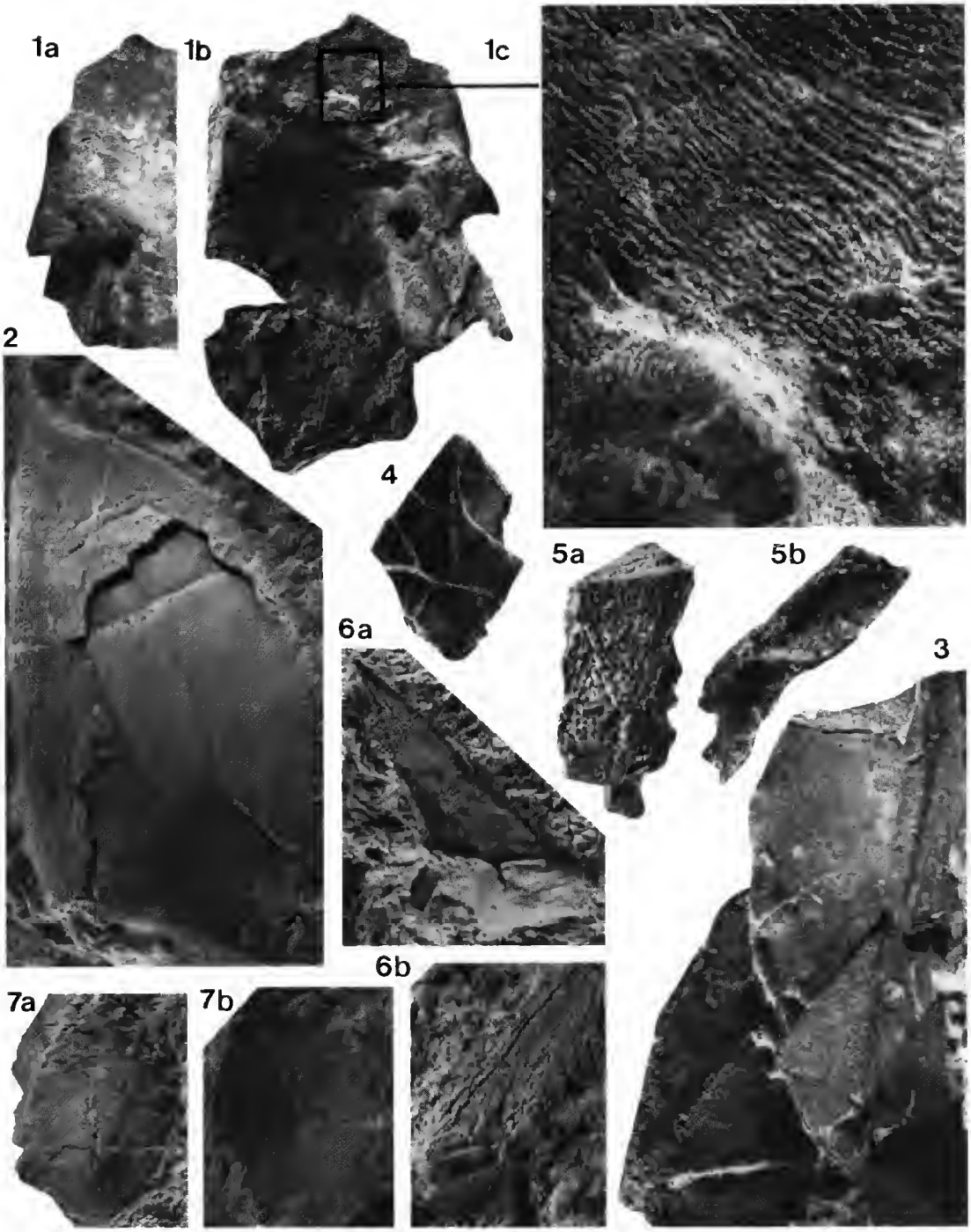


PLANCHE VI

PLANCHE VII

Antiarcha gen. et sp. indet.

1 — Empreinte de la face ventrale de la plaque MDA (VND 41 — DS 07), Formation de Sika, Dông Mo (Tong Lot). × 2.

Antiarcha gen. et sp. indet.

2 — Empreinte en élastomère de la face interne de la plaque MDA (VND 38 — DS 04), Formation de Bac Bun, Dông Mo. × 1.

Youngolepis cf. *Y. praecursor* Zhang & Yu, Suite de Bac Bun, Dông Mo.

3 — Division orbito-ethmoïdienne du crâne, vues antérieure (a) et dorsale (b), (VND 17a — DS 04). × 2.
4 — Division orbito-ethmoïdienne du crâne, vue dorsale (VND 20a — DS 04). × 2.
5 — Division otico-occipitale du crâne, vue dorsale (VND 30a — DS 04). × 2.

Youngolepis cf. *Y. praecursor* Zhang & Yu, Suite de Bac Bun, Trang Xa.

6 — Plaque de la joue, résultant de la fusion du préopercule, du squamosal et du quadratojugal. Vue latérale (VND 44 — DS 14A). × 1.

Youngolepis cf. *Y. praecursor* Zhang & Yu, Suite de Bac Bun, Dông Mo.

7 — Os dermique de la série operculaire (VND 17c — DS 04). × 2.
8 — Mandibule gauche isolée, vue latérale (VND 20f — DS 04). × 2.
9 — Sarcopterygii gen. et sp. indet., Suite de Bac Bun, Trang Xa. Mandibule gauche isolée, vue dorsolatérale (VND 39 — DS 15). × 2,5.

Youngolepis cf. *Y. praecursor* Zhang & Yu, Formation de Sika, Dông Mo (Tong Lot).

10 — Mandibule gauche isolée, vue médiale, moulage en élastomère (VND 36 — DS 07). × 2.

Youngolepis sp., Suite de Bac Bun, Dông Mo.

11 — Écaille du flanc isolée (VND 24n — DS 04). × 3.

Youngolepis sp., sommet de la suite de Bac Bun, Trang Xa.

12 — Fragment de cleithrum associé à une empreinte de *Howittia wangi* (VND 45a — DS 17C). × 1.

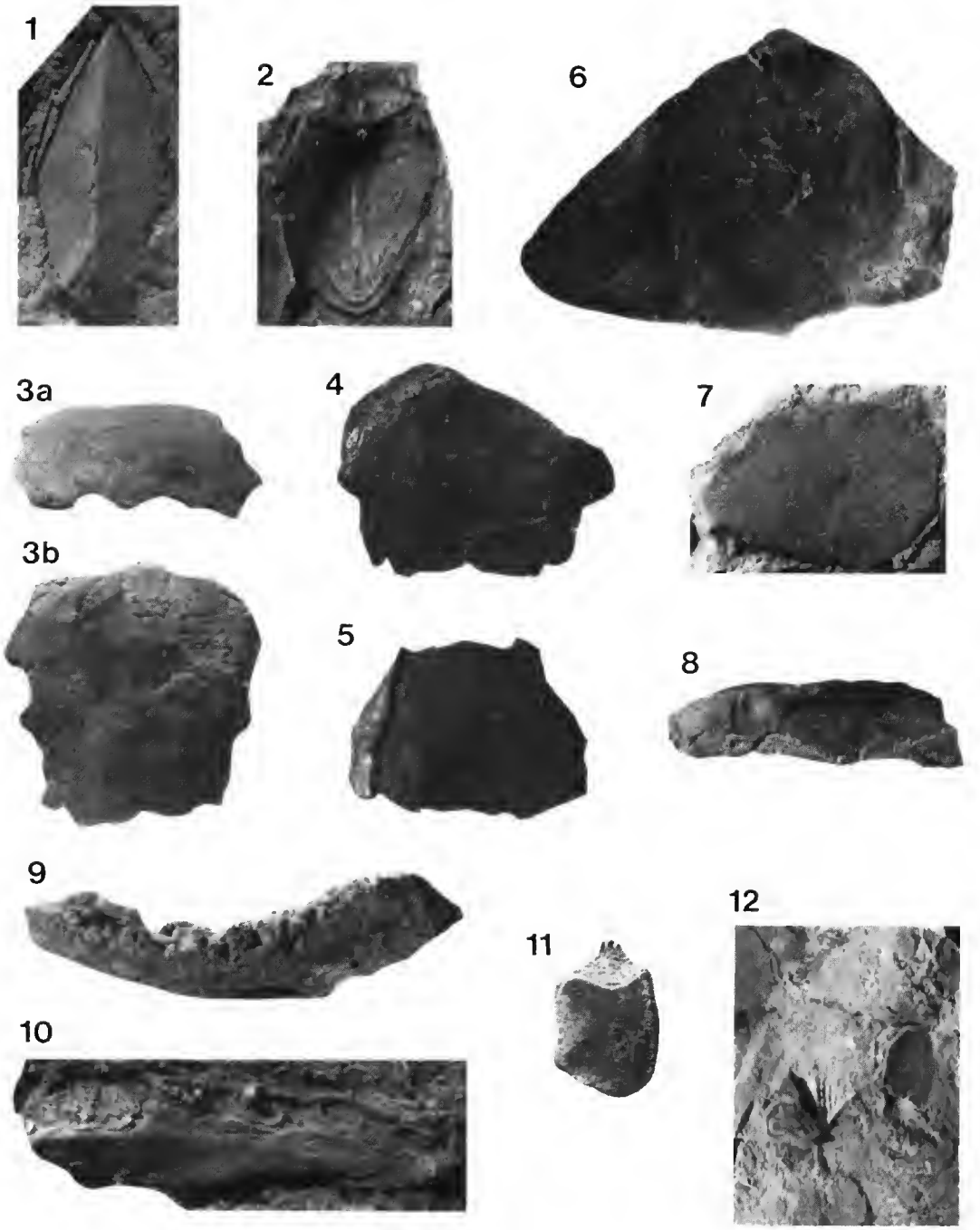


PLANCHE VII

Planche VIII

Écailles isolées de Vertébrés. Sommet de la Suite de Bac Bun (DS 17C), Trang Xa, province de Bac Thaï, Viêt Nam. Photographies au MEB.

1-3 — ? *Nostolepis* sp. : 1) VND 60, vues de 3/4 dorsale (a) et latérale (b), × 100 et 40 respectivement; 2) VND 61, vue antérodorsale, × 200; 3) VND 62, vue antérodorsale, × 150.
4 — ? *Yunnanolepis* sp., écaille du tronc (VND 61). × 100.
5 — *Youngolepis* sp., écaille de la région caudale (VND 64). × 45.
6 — ? Galeaspida gen. et sp. indet., tessère isolée (VND 65). × 45.

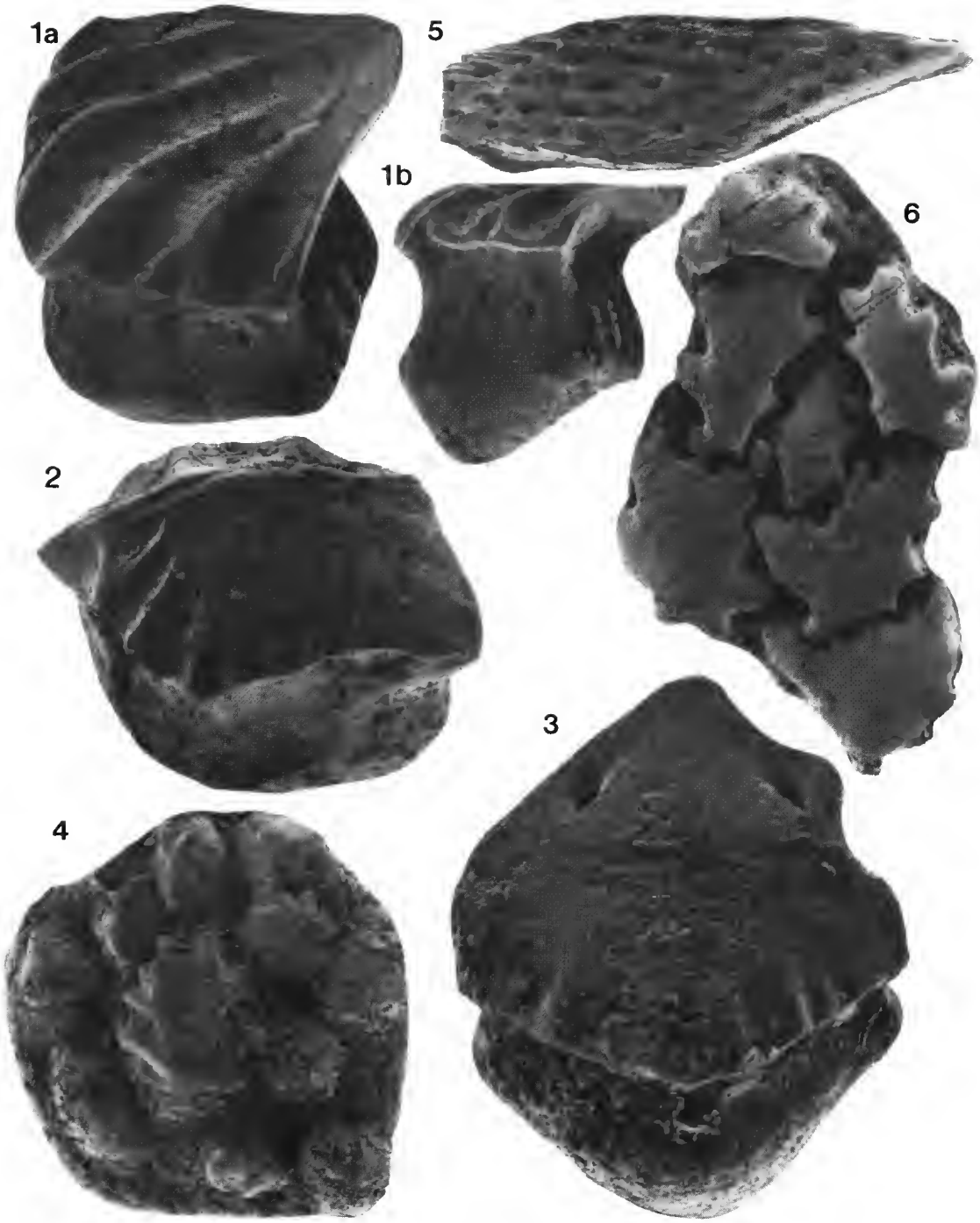


PLANCHE VIII

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **12**, 1990,
section C, n° 2 : 225-239.

Les Vertébrés autuniens de Buxières-les-Mines (Allier, France)

par Daniel HEYLER et Cécile POPLIN

Résumé. — A la suite de récoltes récentes dans l'Autunien de Buxières-les-Mines (département de l'Allier, sud-ouest de Moulins), qui complètent la liste des formes déjà connues, le bilan des Vertébrés de ce bassin est dressé. Il comprend des Poissons : un Chondrichthyen Xénacanthiforme (*Orthacanthus buxieri*), un Acanthodien (*Acanthodes*), et des Actinoptérygiens (*Paramblypterus* sp., *Aeduella blainvillei*, et des formes à écailles et os ornés dont le maxillaire indique un suspensorium très incliné, proches de *Palaeoniscus*, des Cosmoptychyidae et des Acrolepidae). Il comprend aussi un Amphibien Rachitome (*Actinodon* ou forme voisine) et des formes *incertae sedis*. Ces découvertes permettent quelques réflexions paléobiogéographiques.

Abstract. — After new recent discoveries, the fossil vertebrate fauna from the Autunian of Buxières-les-Mines (department of Allier, South-West of Moulins) is composed as follows. Fishes : one Xenacanthiform Chondrichthyan (*Orthacanthus buxieri*), an Acanthodian (*Acanthodes*), and Actinopterygians (*Paramblypterus* sp., *Aeduella blainvillei* and undeterminate forms with ornamented scales and bones and a maxillary indicating a very inclined suspensorium, close to *Palaeoniscus*, the Cosmoptychyidae and Acrolepidae). Also a Rachitome Amphibian (*Actinodon* or a close form) and *incertae sedis* forms. These discoveries lead to some paleobiogeographic remarks.

Mots-clefs. — Vertébrés, Xénacanthiformes, Acanthodiens, Actinoptérygiens, Stégocéphales, Autunien, Massif Central.

D. HEYLER et C. POPLIN, *Institut de Paléontologie, URA 12 MNHN-CNRS, 8, rue Buffon, 75005 Paris.*

Situé dans le département de l'Allier au sud-ouest de Moulins, le Bassin de Buxières-les-Mines (dit de l'Aumance) fait partie d'un ensemble d'affleurements carbonifères et/ou permiens dont plusieurs ont donné lieu à l'exploitation de mines de charbon. Depuis la fermeture des houillères de Commentry (au sud-est de Montluçon) et de Noyant-Saint-Hilaire (Bassin de la Queune), il est le seul bassin de ce département encore exploité actuellement. Celui de Bourbon l'Archambault ne l'a jamais été pour la houille, mais l'exploitation d'une carrière de grès a permis de constater sa richesse en Actinoptérygiens et Amphibiens bien connus depuis les travaux de l'un de nous (HEYLER, 1969).

Exploité d'abord en galeries souterraines, le Bassin de Buxières l'a été ensuite — et l'est encore — en « découverte » (c'est-à-dire à ciel ouvert). Dès après la dernière guerre, il a fait l'objet de nombreuses études géologiques et de campagnes de sondages. Les géologues des Charbonnages de France ont alors fait don à l'Institut de Paléontologie du Muséum national d'Histoire naturelle d'une série de fragments de carottes de sondages n'ayant donné lieu tout d'abord qu'à des résultats non publiés puis à un bref bilan (HEYLER, 1984). La probabilité de

recueillir ainsi un fossile entier, même de petite taille, est très faible ; celle d'avoir un gros fossile complet est nulle. Les fouilles faites par l'un de nous (D. H.), et par des géologues des mines et des amateurs locaux, ont fourni des spécimens plus complets, mais dont la localisation dans le sédiment est imprécise, les récoltes étant le plus souvent faites dans les déblais.

Le présent travail dresse le bilan de la faune qui a été mise au jour au cours des sondages et des fouilles. Ce matériel vient de l'Assise de Buxières, de l'Autunien moyen et située au-dessus de l'Assise de la Mouillère (d'une centaine de mètres de puissance), elle-même reposant sur le Stéphanien. Pour la géologie et la carte du Bassin de Buxières, ainsi que pour les coordonnées des sondages, nous renvoyons le lecteur à PAQUETTE (1980) et à DEBRIETTE (1983), ainsi qu'à HEYLER & DEBRIETTE (1986).

MATÉRIEL

Les spécimens récoltés au cours de quelques fouilles dans les déblais de l'exploitation minière à partir de 1960 (D. H.) sont déposés à l'Institut de Paléontologie du Muséum national d'Histoire naturelle sous les nouveaux numéros BUX 1 à 20 (qui remplacent les n^{os} F.BU). La plupart de ceux récoltés par les géologues locaux sont actuellement dans des collections privées et seront sans doute accueillis ultérieurement dans un musée en voie d'installation dans les bâtiments de l'ancienne mine. Quelques spécimens ont été remis au Muséum d'Histoire naturelle d'Autun (*Orthacanthus buxieri*). D'autres enfin ont été donnés à l'Institut de Paléontologie du Muséum national d'Histoire naturelle.

Les carottes de sondages acquises par l'Institut de Paléontologie sont dans les collections du Muséum national d'Histoire naturelle avec les n^{os} BUX 21 à 81, chaque numéro caractérisant l'une des deux surfaces, ou les deux surfaces résultant d'une cassure de la carotte suivant le schistosité de la roche. L'épaisseur des disques ainsi formés est généralement de 2 à 3 cm, les deux surfaces montrant souvent des restes de fossiles, ce qui atteste la richesse en ce domaine des schistes de Buxières.

LA FAUNE DE BUXIÈRES-LES-MINES

1. Les Xénacanthiformes

Famille Orthacanthidae Poplin & Heyler, 1989 ; genre *Orthacanthus* Agassiz, 1836 (1833-1844) ; *Orthacanthus buxieri* Heyler & Poplin, 1990.

Orthacanthus buxieri est représenté par deux spécimens dont l'un est un aiguillon isolé, long de 265 mm, dont la section est circulaire et mesure 20 mm de diamètre à la base. Il porte deux rangées parallèles de 44 denticules chacune, proches l'une de l'autre et situées sur les 15 cm distaux environ de l'aiguillon.

Cette morphologie, caractéristique d'*Orthacanthus*, nous a permis d'attribuer à ce genre non seulement cet aiguillon mais aussi un autre spécimen de la même localité et constitué par

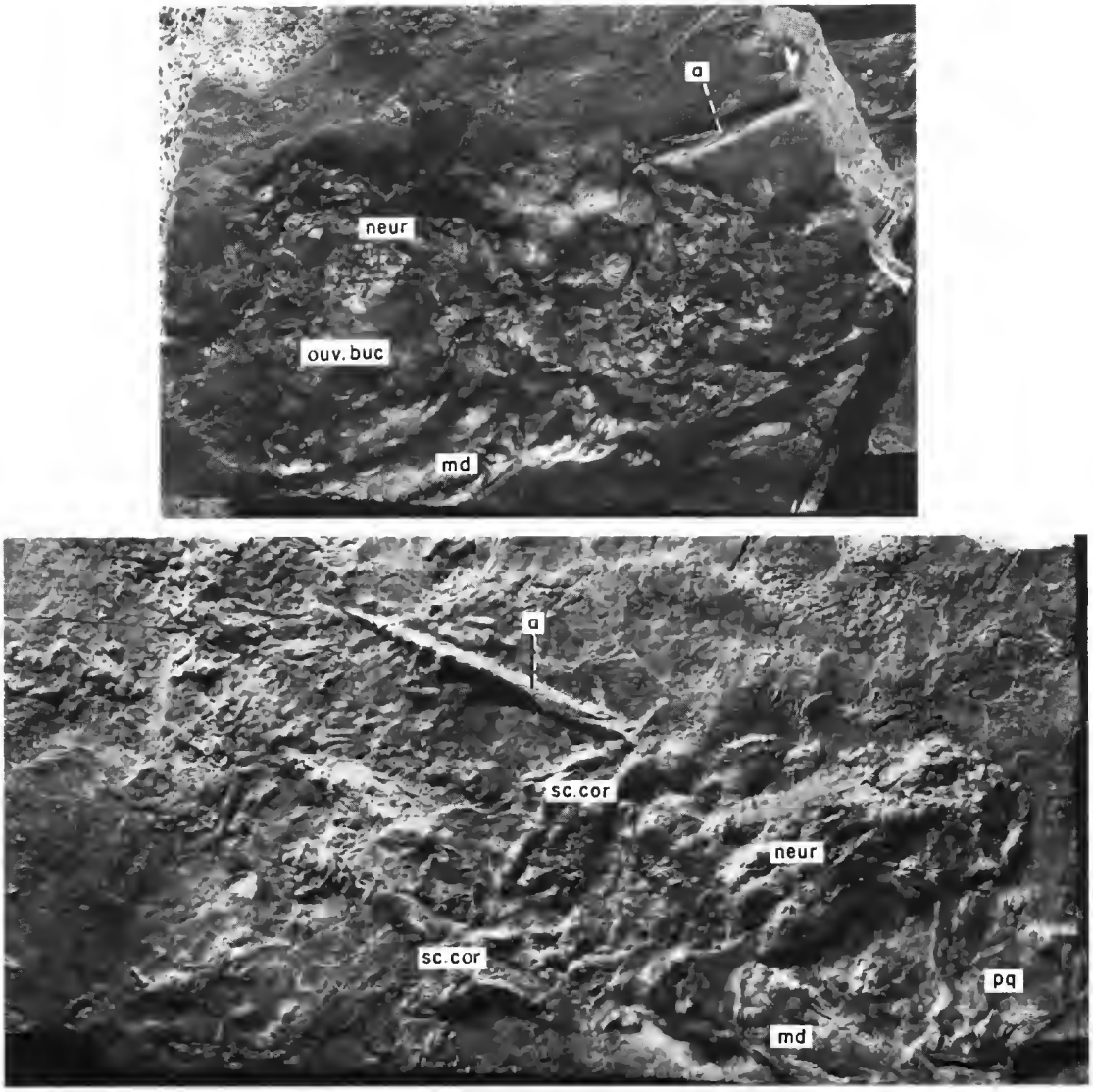


FIG. 1. — *En bas*, partie conservée de l'holotype d'*Orthacanthus buxieri*, coll. Muséum d'Autun, 86210. *En haut*, contre-empreinte naturelle de la partie antérieure de ce spécimen (× 1/4).

a, aiguillon ; *md*, mandibule ; *neur*, neurocrâne ; *pq*, palatocarré, *sc.cor*, scapulocoracoïde. Le palatocarré est venu se placer (en position verticale) entre l'extrémité du neurocrâne et celle de la mâchoire inférieure, dans l'ouverture buccale (*ouv.buc*).

la partie antérieure d'un individu (fig. 1) pourvu d'un aiguillon semblable. Ce second fossile, l'holotype d'*O. buxieri* (déposé au Muséum d'Autun sous le n° 86210), comporte le neurocrâne (*neur*) et la mâchoire inférieure (*md*) (placée de profil de telle sorte que l'animal est fossilisé la bouche grande ouverte), le palatocarré (*pq*) déplacé, les deux scapulocoracoïdes (*sc.cor*), enfin l'aiguillon placé à l'aplomb de la ceinture pectorale. Ce spécimen est sur une plaque de schiste dont la contre-partie est également conservée.

Le neurocrâne d'*O. buxieri* comporte une fosse précérébrale et une fosse endolymphatique visibles en vue dorsale. Il ne présente pas de processus préorbitaires nettement individualisés, mais plutôt des bords latéraux très arrondis. Les processus otiques sont au contraire bien développés et orientés postéro-latéralement. Quant aux processus postorbitaires, ils sont courts et massifs, perpendiculaires à l'axe longitudinal de la tête et placés à mi-longueur du neurocrâne. En vue dorsale la région orbitaire a la même largeur que la région otique.

Ces animaux étaient de très grande taille à en juger par la longueur du neurocrâne (18 cm) : en comparant avec *O. senckenbergianus* dont on connaît des individus complets (Heidtke, 1982), *O. buxieri* atteignait probablement une longueur totale de 2 m environ. Ceci est un peu inférieur à *O. senckenbergianus* qui dépassait 2,60 m, mais considérable par rapport à *Expleuracanthus gaudryi* du Bassin de Commentry qui mesurait 40 à 50 cm de longueur totale avec un neurocrâne de 6 à 7 cm de long (Poplin & Heyler, 1989).

Aucune dent n'a été trouvée en place sur l'holotype d'*O. buxieri*. En revanche, plusieurs dents isolées de 15 à 20 mm de hauteur, dont une déjà décrite (Heyler, 1969), ont été trouvées à Buxières-les-Mines. Elles ont la taille et la morphologie caractéristiques du genre (Zangerl, 1981) : leur denticule médian (fig. 2b, *dm*) est très petit (2 mm de haut) et de section ronde, alors que leurs denticules latéraux (*dtl*), hauts de 10 à 15 mm, sont aplatis et présentent deux carènes crénelées (fig. 2a, *cr*).La taille de ces dents est compatible avec celle d'*O. buxieri*; aussi est-il très probable qu'elles appartiennent à cette espèce.

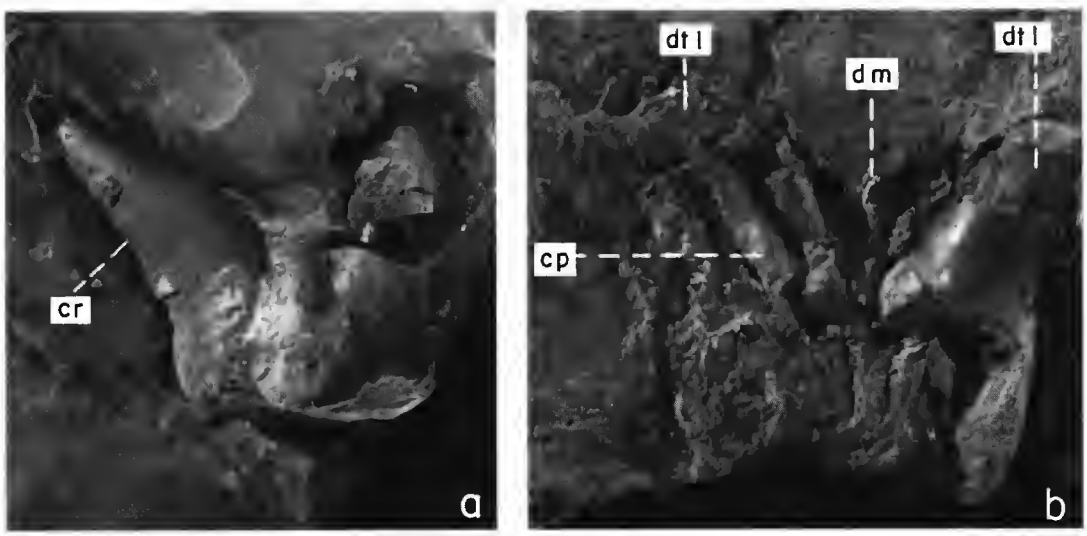


Fig. 2. — Dents d'*Orthacanthus* de l'Autunien de Buxières-les-Mines (a, × 3; b, × 4). *cp*, cavité pulpaire; *cr*, crênelure; *dtl*, denticules latéraux (à gauche en coupe avec la cavité pulpaire, à droite vu par sa face externe); *dm*, denticule médian. Coll. MNHN, BUX 38 et 82.

Ce matériel est d'un très grand intérêt pour deux raisons majeures. Tout d'abord il s'agit là du premier *Orthacanthus* clairement reconnu en France. Cela élargit la distribution paléobiogéographique de ce genre précédemment décrit en Europe Centrale et en Amérique du Nord. En second lieu l'holotype d'*O. buxieri* a permis d'améliorer notablement nos connaissances du neurocrâne de cet animal; on sait en effet combien les neurocrânes des Chondrichthyens, par nature cartilagineux, sont rarement fossilisés. La diagnose du genre a donc été élargie aux caractères crâniens (HEYLER & POPLIN, 1990), ce qui a mis en évidence l'originalité d'*Orthacanthus* au sein des Xénacanthiformes et nous a conduits à créer la famille des Orthacanthidae (HEYLER & POPLIN, 1990); les particularités du spécimen nous ont aussi conduits à créer dans le genre *Orthacanthus* l'espèce *buxieri*.

2. **Les Acanthodiens**

Parmi les Acanthodiens, seul le genre *Acanthodes* est connu dans le Carbonifère et le Permien français. Ce genre est fréquent à Buxières-les-Mines : une vingtaine de carottes de sondages présentent des restes de ces animaux et les fouilles dans les déblais en ont fourni beaucoup plus. Certaines épines isolées sont de grande taille : la plus grosse (BUX 59) mesure 8 cm de long pour sa partie conservée (non entière) et 6 mm de largeur. On trouve aussi des restes d'écaillure présentant les petites écailles carrées à émail lisse qui existent chez ce genre.

3. **Les Actinoptérygiens**

Les Actinoptérygiens sont représentés par de nombreuses écailles isolées tant dans les sondages que dans les déblais, ce qui atteste la richesse en nombre d'individus de la faune ichthyologique de Buxières. Elles sont de deux sortes : écailles ornées relativement rares, écailles lisses nettement plus abondantes. Les os isolés, eux aussi rarement ornés, le plus souvent lisses, et quelques fragments plus complets, permettent d'être plus précis dans les déterminations.

A — Actinoptérygiens à écailles et os ornés et à maxillaire indiquant un suspensorium très incliné.

L' « ornementation » des écailles est caractéristique de diverses formes ou groupes de formes, sans qu'il soit possible actuellement — à notre avis — de dire à quel niveau de la systématique. C'est néanmoins l'un des éléments qui entrent dans les diagnoses faites par certains auteurs. Les écailles « ornées » trouvées à Buxières ne portent pas toutes les mêmes sortes de relief. Nous figurons ici une écaille faîtière (BUX 40) à stries fines et une écaille du flanc du corps à côtes fortes (BUX 9); une telle différence entre les deux sortes de relief implique l'appartenance à deux individus de taxons différents.

La première écaille (fig. 3b) ressemble tout à fait à la même écaille faîtière située dorsalement un peu en arrière de la nageoire dorsale sur un spécimen de Bourbon l'Archambault (HEYLER, 1976, fig. 8); cette similitude est telle que l'appartenance à une même espèce est très probable. De plus, elles sont proches l'une et l'autre de l'écaille faîtière située à

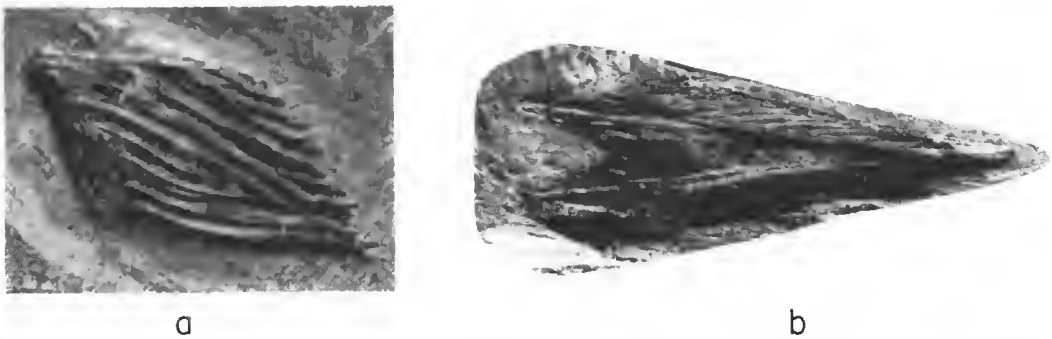


FIG. 3. — Écailles ornées de Poissons Actinoptérygiens de l'Autunien de Buxières-les-Mines : a, écaille du flanc à fortes rides, coll. MNHN, BUX 9 (× 16); b, écaille faîtière à stries fines, coll. MNHN, BUX 40 (× 4,5 env.).

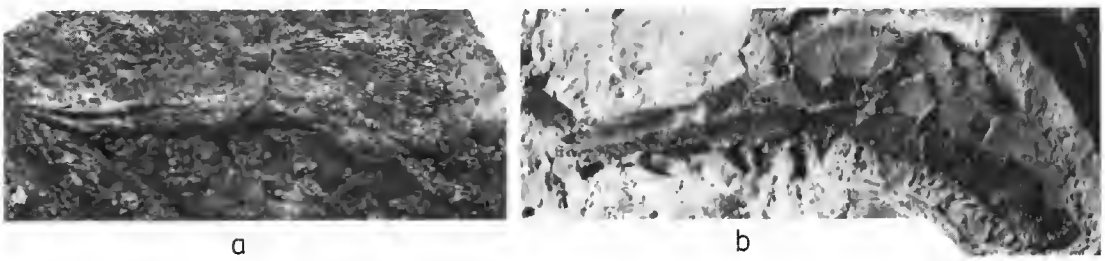


FIG. 4. — Maxillaires de Poissons Actinoptérygiens primitifs indéterminés de l'Autunien de Buxières-les-Mines : a, spécimen coll. MNHN BUX (× 2); b, spécimen coll. MNHN, BUX 21 (× 2,3).

la même place chez *Palaeoniscus freieslebeni* (HEYLER, 1971, fig. 2 et 5 à 8), ce qui suggère leur appartenance à une espèce voisine. Ce *Palaeoniscus* (?) sp. existerait donc à la fois à Buxières et à Bourbon. C'est une forme très rare dans le Carbonifère et le Permien du Massif Central.

La seconde écaille (fig. 3a) ressemble à d'autres trouvées à Bourbon l'Archambault (DOUBINGER & HEYLER, 1959) et n'appartient pas au genre *Palaeoniscus*.

Le maxillaire est un os très significatif en ce qui concerne l'évolution de divers groupes d'Actinoptérygiens car il donne à lui seul, par la forme de sa plaque postorbitaire, des indications intéressantes sur la morphologie de l'ensemble de la joue et de la suspension de la mandibule. Plusieurs maxillaires trouvés à Buxières (cf. fig. 4a et b) présentent une plaque postorbitaire longue et basse, caractéristique des formes à suspensorium très incliné. Ils portent des dents fines et fortes, les dents postérieures étant beaucoup plus fines que les antérieures. L'ornementation de leur surface et/ou la forme de ces maxillaires permettent d'éliminer l'hypothèse de leur appartenance à l'un des deux groupes dominants dans le Permien inférieur (et le Stéphanien) du Massif Central : Paramblypteriformes et Aeduelliformes. Sans permettre leur attribution à un genre précis, elles peuvent tout de même autoriser leur rapprochement avec les genres décrits et très bien figurés par TRAQUAIR (1877) : *Elonichthys pectinatus, El. aitkeni, Nematoptychius greenocki*. Les figures des planches XIII et

FIG. 5. — Frontaux et postrostral d'un Poisson Actinoptérygien indéterminé. Coll. MNHN, BUX 4a (× 5 env.). Autunien de Buxières-les-Mines.

XXVI de cet auteur suggèrent une similitude significative : la figure 11 de sa planche XIII montre une écaille à côtes fortes et diagonales semblables à celles de l'écaille de Buxières (fig. 3a). Les figures 3 et 4 de cette même planche ainsi que les figures 1, 5 et 6 de sa planche XXVI évoquent bien les maxillaires et les mandibules trouvés à Buxières.

Un fragment de la partie antérieure du toit crânien d'une de ces formes à os ornés est figuré ici (fig. 5). Il appartient vraisemblablement au même animal que certains des maxillaires trouvés dans les mêmes couches. Son ornementation formée de ponctuations est à rapprocher des mêmes os d'*Acrolepis hopkinsi* d'après la figure de TRAQUAIR (pl. XXIII). Ces divers genres, d'ailleurs remaniés depuis TRAQUAIR par ALDINGER (1937) et par GARDINER (1963), sont trop proches les uns des autres pour que des os isolés, comme on les trouve à Buxières, puissent permettre une attribution plus précise.

B — Paramblypteridae

Le genre *Paramblypterus* est connu dans le Stéphanien du Bassin de Commentry (BLOT, 1966) avec l'espèce *P. decorus* qui, comme son nom l'indique, présente des os dermiques du

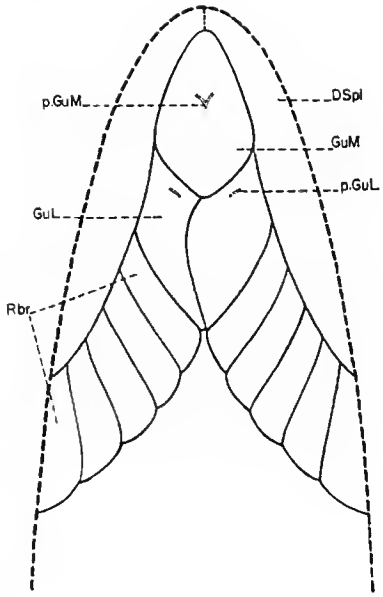


FIG. 6. — Série des os du dessous de la tête d'un *Paramblypterus* de l'Autunien de Buxières-les-Mines (× 3). *A droite*, pour comparaison, la figure 11 de BLOT (1966) (× 1,5) présentant la même région chez *P. decorus* du Stéphanien de Commentry. Coll. MNHN, BUX 22 a et b. *DSpl*, dentalosplénial; *GuL*, *GuM*, plaques gulaires latérales et médiane; *p.GuL*, *p.GuM*, pit lines des plaques gulaires latérales et médiane; *Rbr*, rayons branchiostèges.

crâne ornés de rides assez fortes et assez serrées. Les spécimens du Bassin d'Autun (HEYLER, 1969 et 1971) provenant de la couche de Surmoulin — plus ou moins contemporain de la couche de Buxières — ne présentent pas cette sorte d'ornementation et s'apparentent plutôt à *P. rohanni* (Heckel, 1861).

Nous n'avons jamais recueilli nous-mêmes de Paramblypteridae dans les déblais de la mine de Buxières; mais deux spécimens des carottes de sondage en présentent des restes très probables. Sur BUX 45, un pariétal avec sa courbe caractéristique de la suture médiane peut être considéré comme appartenant à un *Paramblypterus* sp. (cf. BLOT, 1966; HEYLER, 1969 et 1976). Sur BUX 22 (fig. 6) une série d'os du dessous de la tête (plaque gulaire médiane *GuM*, plaques gulaires latérales *GuL* avec leurs pit lines, *p.GuL* et *p.GuM*, et série de 5 ou 6 rayons branchiostèges, *Rbr*, et sous-opercule) est très proche de la même région du *P. decorus* de Commentry (BLOT, 1966, fig. 11). Cette disposition éloigne en tout cas ce spécimen des formes

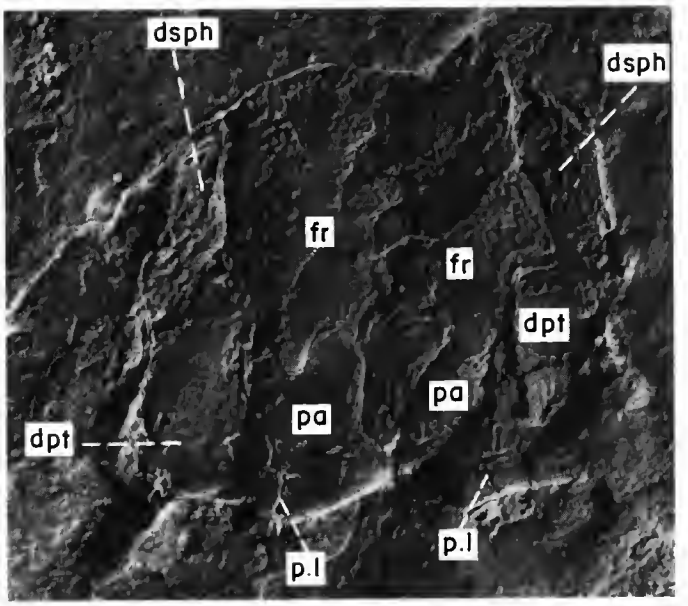


FIG. 7. — Toit crânien d'un *Paramblypterus* de l'Autunien de Buxières-les-Mines. Coll. MNHN, BUX 86 (× 3). *dpt*, dermoptérotique; *dsph*, dermosphénotique; *fr*, frontal; *pa*, pariétal; *p.l*, pit line du pariétal.

citées précédemment et chez lesquelles on trouve généralement plus de 20 rayons branchiostèges. Et surtout, le long de cette série osseuse bien conservée, il reste un fragment de la mandibule avec les minuscules petits cônes terminaux (0,2 mm de long) au bout des tubules si caractéristiques des Paramblypteridae et des Aeduellidae. Mais ces derniers, s'ils possèdent eux aussi ces tubules à petits cônes terminaux, se distinguent des *Paramblypterus* par un nombre encore plus réduit de rayons branchiostèges (généralement 2).

Aux deux spécimens précédents s'ajoute celui récolté par un amateur (BUX 86) et dont l'identification ne fait aucun doute. Il présente en effet (fig. 7) un toit crânien presque complet avec les frontaux (*fr*), les pariétaux (*pa*), les dermoptérotiques (*dpt*) et les dermosphénotiques (*dsph*), tous très caractéristiques de *Paramblypterus*. Sur l'un des pariétaux on distingue les pit lines (*p.l*). La similitude est telle avec les *Paramblypterus* de Surmoulin (HEYLER, 1971) qu'on aurait pu croire que ce spécimen provenait de cet affleurement du Bassin d'Autun.

C — Aeduellidae

Les Aeduellidae, d'abord connus dans le seul gisement d'Autun, ont été retrouvés dans la majorité des couches de la plupart des bassins du Massif Central. La présence d'Aeduellidae a d'abord été révélée par des os isolés trouvés en fouille et sur des carottes de sondage (HEYLER, 1969). Des opercules (BUX 3, 31 et 32, anciennement FBU 3, BU 1 et BU 2; ainsi que BUX 69, fig. 8), des sous-opercules (BUX 67, fig. 8), des cleithra (par exemple BUX 4 et 5, anciennement FBU 4 et 5) et des supracleithra (par exemple BUX 3, anciennement FBU 3) ne

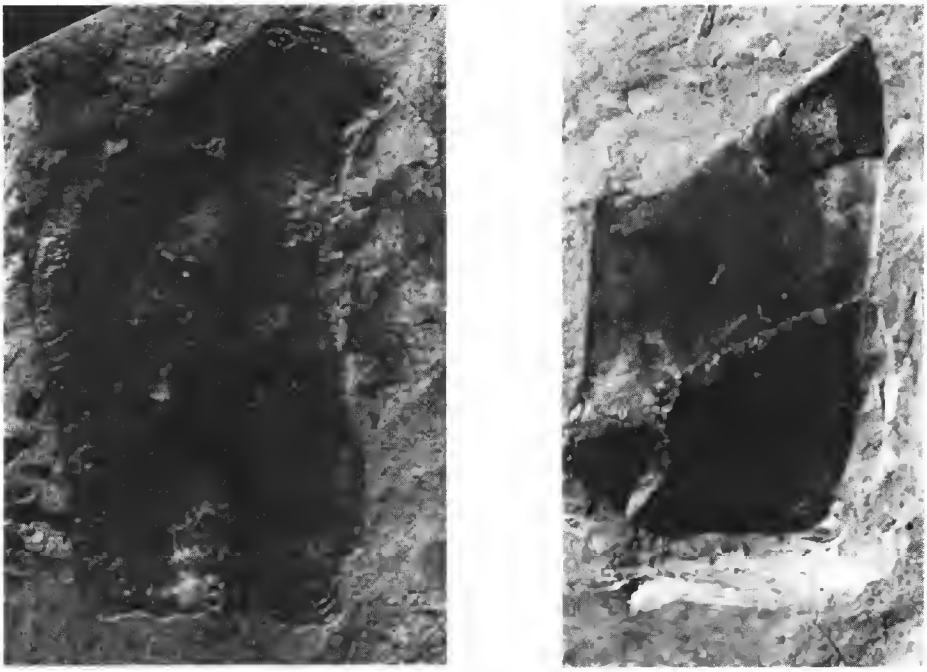


FIG. 8. — Opercule (*à gauche*) et sous-opercule (*à droite*) isolés sur des surfaces de carottes de sondages de la mine de Buxières-les-Mines, Autunien, coll. MNHN, BUX 69 (× 4,5) et BUX 67 (× 5).

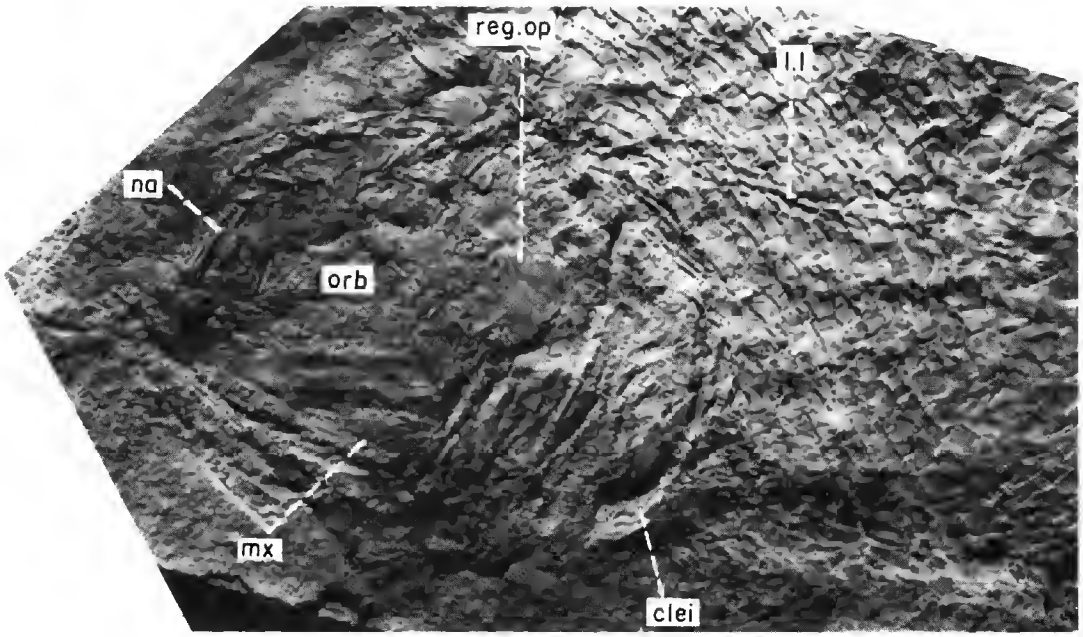


FIG. 9. — Tête de profil d'un spécimen d'*Aeduella* (*blainvillei*)?, coll. DEBRIETTE (× 5). *clei*, cleithrum; *l.l*, ligne latérale; *mx*, maxillaire; *na*, nasal; *orb*, orbite; *reg.op*, région operculaire.

permettaient pas d'identifier une espèce précise. Les maxillaires, par contre, pouvaient déjà laisser présager la présence à Buxières d'*Aeduella blainvillei* (BUX 1 et 8, anciennement FBU 1 et 8, ainsi que BUX 19). Une mandibule isolée bien conservée (BUX 1) est particulièrement fine comme c'est habituel chez les Aeduellidae. Le matériel plus complet, connu grâce aux récoltes récentes de BINON et DEBRIETTE (fig. 9), permet d'affirmer qu'il s'agit bien de ce genre, et vraisemblablement même d'*Aeduella blainvillei*, comme dans la couche de Muse du Bassin d'Autun. Une dizaine de spécimens relativement complets, trouvés par ces deux géologues, ne présentent aucun caractère les distinguant de cette espèce qui semble même assez abondante à Buxières.

4. Les Tétrapodes

Nous figurons un fragment de Tétrapode (fig. 10) recueilli sur les déblais de la mine de Buxières par P. DEBRIETTE qui vient d'en faire don au Muséum national d'Histoire naturelle (n° BUX 83). Il n'est pas possible de déterminer avec précision — et encore moins de nommer — ce fossile écrasé et incomplet. S'agissant de l'Autunien du Massif Central, la présence d'os

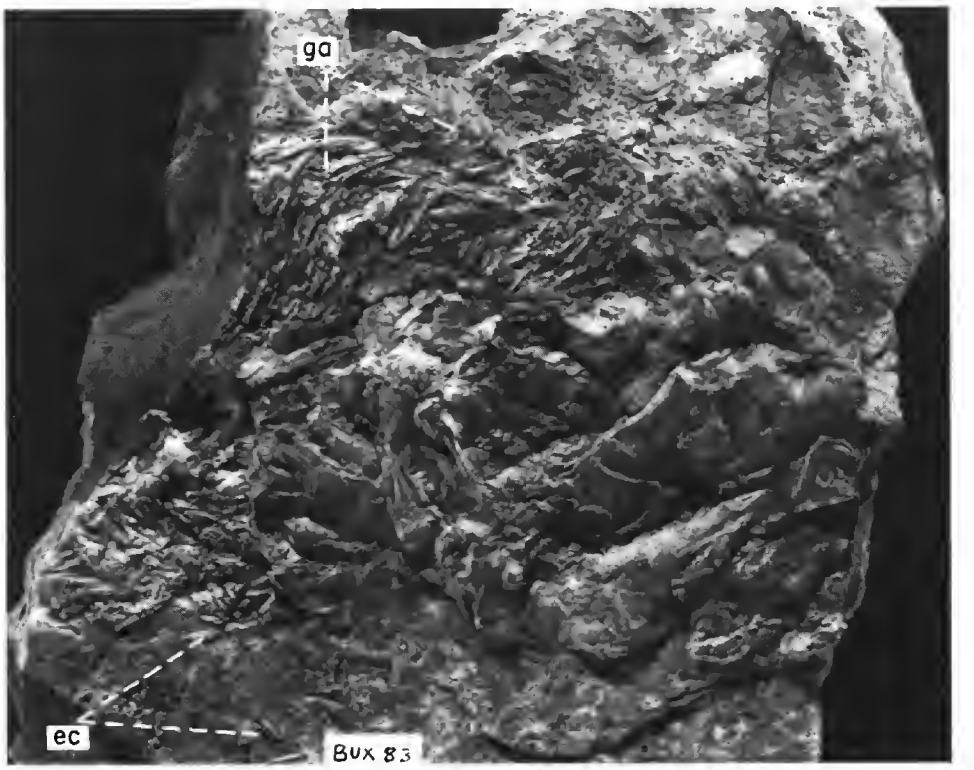


FIG. 10. — Fragment d'un Amphibien Rachitome de l'Autunien de Buxières-les-Mines. Don P. DEBRIETTE, coll. MNHN, BUX 83 (× 0,5). *ec*, écailles; *ga*, gastralia.

longs caractérise un Tétrapode qui, à priori, pourrait être un Amphibien ou un Pélycosaurien. Mais les os longs à épiphyses non ossifiées de cet animal, d'assez grande taille pour être considéré comme adulte, indiquent un Amphibien. Chez certains Amphibiens Rachitomes, la région ventrale entre les ceintures montre des lignes parallèles formées de deux séries disposées en V nommées gastralia, formations osseuses dermiques résultant de la fusion d'écailles. Il en existe aussi chez des Reptiles, mais elles sont présentes en tout cas chez l'*Actinodon* du Bassin d'Autun. Ces gastralia sont visibles ici sur la zone supérieure de la photographie (*ga*); avec les os longs à épiphyses non ossifiées et les écailles isolées disséminées par l'écrasement du corps (en bas de la photographie, *ec*), ce spécimen est sans aucun doute un Rachitome, et même probablement, compte tenu du type d'écailles et de l'existence de ce genre à Autun, un *Actinodon* ou une forme voisine.

5. Les coprolithes

Des coprolithes, souvent de taille inférieure à 4 cm et spiralés sur une partie de leur longueur, ont été recueillis ou observés. Les spécimens de Xénacanthiformes connus à Buxières étant de grande taille (longs de 1,50 m au moins), on peut penser que ces petits coprolithes proviennent soit de jeunes individus de ce groupe, soit de jeunes Rachitomes, ces deux groupes ayant possédé, très vraisemblablement, une valvule spirale.

6. *Incertae sedis*

Il faut ajouter à ce qui précède des fragments *incertae sedis*. Il s'agit d'abord de très petites dents isolées (BUX 7), dont certaines, récoltées par P. Debriette, difficiles à déterminer; elles consistent chacune en un petit cône de 4 à 5 mm de longueur portant de très fines striations longitudinales (BUX 85, fig. 11). Une autre dent isolée comporte le même cône strié terminal

Fig. 11-12. — 11, Petit cône terminal (× 10) d'une dent finement striée. Autunien de Buxières-les-Mines, coll. MNHN, BUX 85. 12, Pièce énigmatique provenant de l'Autunien de Buxières-les-Mines (× 1), coll. MNHN, BUX 84.

suivi d'une partie cylindro-conique qui s'élargit ensuite considérablement pour former une base de près de 10 mm de large, malheureusement mal conservée. FRITSCH (1890, pl. 131, fig. 12-13; pl. 132, fig. 1-6) figure les os de la mâchoire, ainsi que des dents isolées, d'un Poisson Actinoptérygien : *Progyrolepis speciosus* Fritsch. Les maxillaires, les mandibules et les petites dents isolées de Buxières ressemblent parfaitement à ce qu'a figuré FRITSCH, y compris la dent à base élargie signalée précédemment.

Une pièce très énigmatique (BUX 84) est figurée ici pour mémoire (fig. 12) : simulant très vaguement un ensemble maxillaire-mandibule, mais ne présentant aucune dent, avec une ornementation « rubanée », cette pièce ne ressemble à rien de connu.

Nous n'avons considéré ici que les Vertébrés. Mais la couche de Buxières a fourni aussi quelques Végétaux et des Invertébrés (Lamellibranches, Ostracodes).

CONCLUSION

Ce bilan révèle que la faune connue de Buxières-les-Mines, certes moins diverse que celle d'Autun et surtout de Montceau-les-Mines, témoigne cependant de grandes affinités entre le Bassin de l'Aumance et ceux du Morvan. Elle confirme ainsi que, à la charnière du Carbonifère et du Permien, ces bassins du Massif Central constituaient une même province biogéographique, avec des communications au moins temporaires entre eux.

Les Xénacanthiformes sont représentés ici par le genre *Orthacanthus* qui, s'il n'est pas tout à fait inconnu dans les autres bassins du Massif Central, n'y a été jusqu'ici mis en évidence que par de très rares dents. Curieusement, aucun aiguillon caractéristique d'*Orthacanthus* n'est connu en France ailleurs qu'à Buxières, alors que ce genre est abondant en Bohème (FRITSCH, 1890) et dans le Palatinat (HEIDTKE, 1982; KLAUSEWITZ, 1986, 1987). Sur le plan paléobiogéographique cela semble une anomalie. Un tel animal a certainement vécu dans le Massif Central sur une aire géographique beaucoup plus vaste que ce minuscule bassin de Buxières-les-Mines. C'est une preuve de plus, si c'était nécessaire, que des animaux ont pu vivre dans des zones où on ne les retrouve pas fossilisés.

Les Actinoptérygiens, eux, ont une répartition qui nous paraît cohérente. Nous avons constaté les fortes affinités entre des spécimens de Buxières et d'autres bassins du Massif Central et du Carbonifère de Grande-Bretagne, ainsi qu'avec *Progyrolepis speciosus* de Bohème d'après les figurations de FRITSCH (1890). Une écaille à stries fines évoque un fossile trouvé à Bourbon-l'Archambault, bassin voisin, et rapporté à *Palaeoniscus* ou à une forme voisine. Les affinités entre le *Paramblypterus* de Buxières, celui de Surmoulin (du Bassin d'Autun) et ceux de Bohème (STAMBERG, 1985) sont maintenant bien démontrées. Mais les Aeduelliformes, considérés autrefois comme un groupe endémique limité au Bassin d'Autun, se révèlent aujourd'hui avoir une très large répartition non seulement dans le Massif Central mais dans le monde : à la fois en Bohème (STAMBERG, 1986) et aux États-Unis (GOTTFRIED, 1987), ce qui, même compte tenu de l'absence d'océan Atlantique à cette époque, représente une extension Est-Ouest de plus de 3 000 km. Rappelons tout de même son absence dans le sud du

Massif Central, et notamment à Lodève, ce qui confirme l'existence de deux provinces distinctes.

Il faut remarquer l'absence totale à Buxières des petits Amphibiens : Discosauriscidae pourtant abondants à Bourbon-l'Archambault, autre bassin de l'Allier très proche, et Branchiosauridae, peut-être présents à Bourbon, mais en tout cas très abondants à la fois dans le Stéphanien de Commentry et l'Autunien des Bassins d'Autun et Montceau-les-Mines. Ceci est révélateur d'une différence paléoécologique entre ces deux bassins au Permien, les parties fossilifères connues de l'Assise de Buxières ayant peut-être été déposées en eau plus profonde.

Une autre absence très caractéristique, et encore à présent inexpliquée, est commune à Buxières-les-Mines et à tous les autres bassins carbonifères et/ou permiens du Massif Central : celle des Dipneustes et des « Crossoptérygiens », à l'exception d'un unique spécimen de Dipneuste connu dans la Bassin d'Autun.

Remerciements

Nous tenons à remercier M. D. Serrette qui a réalisé quelques photographies, M. Vetter, alors ingénieur-géologue aux Charbonnages de France, d'avoir fait don des fragments de carottes de sondage de Buxières, et enfin MM. M. Binon et P. Debriette pour les spécimens qu'ils ont donnés au Muséum national d'Histoire naturelle.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Agassiz, L., 1836 (1833-1844). — Recherches sur les Poissons fossiles. T. III. Neuchâtel.

Aldinger, H., 1937. — Permische Ganoidfische aus Ost Grönland. *Meddr. Grønland*, **102**.

Blot, J., 1966. — Étude des Palaeoniscifomes du bassin houiller de Commentry (Allier, France). *Cah. Paléont.*, éd. CNRS. 89 p.

Debriette, P., 1983. — Observations géologiques dans le faisceau des schistes bitumineux du Bassin de l'Aumance. *Revue scient. Bourbon. Centr. Fr.* : 114-123.

Doubinger, J., et D. Heyler, 1959. — Note paléontologique sur le Permien de Lodève et de Bourbon l'Archambault. *Bull. Soc. géol. Fr.*, 7e sér., (1) : 304-311.

Fritsch, A., 1890. — Fauna der Gaskohle und der Kalksteine der Permformation Böhmens. Bd III : 48 p.

Gardiner, B. G., 1963. — Certain Paleoniscoid Fishes and the evolution of the snout in Actinopterygians. *Bull. Br. Mus. nat. Hist.*, **8** (6) : 258-325.

Gottfried, M. D., 1987. — A pennsylvanian Aeduelliform (Osteichthyes, Actinopterygii) from North America with comments on aeduelliform interrelationships. *Paläont. Z.*, **61** : 141-148.

Heidtke, U., 1982. — Der Xenacanthidae *Orthacanthus senckenbergianus* aus dem pfälzischen Rotliegenden (Unter-Perm). *Mitt. Pollichia*, **70** : 65-86.

Heyler, D., 1969. — Vertébrés de l'Autunien de France. *Cah. Paléont.*, éd. CNRS : 1 + 225.

— 1971. — Sur des os de *Paramblypterus* du gisement de Surmoulin (Bassin d'Autun). *Bull. Soc. Hist. nat. Autun*, **57** : 3-14.

— 1976. — Sur le genre *Amblypterus* Agassiz (Actinoptérygien du Permien inférieur). *Bull. Soc. Hist. nat. Autun*, **78** : 17-37.

— 1984. — Faune fossile du Permien de l'Allier. *Revue scient. Bourbon. Centr. Fr.* : 103-122.

HEYLER, D., et P. DEBRIETTE, 1986. — Sur les Xénacanthiformes (Poissons, Elasmobranches), à la lumière de découvertes récentes dans le Permo-Carbonifère de France. *C. r. 11e Congr. nat. Socs sav.*, Poitiers 1, Sci. Terre : 89-109.

HEYLER, D., et C. POPLIN, 1982. — Sur quelques neurocrânes d'Elasmobranches du Permien du Bassin d'Autun (Saône-et-Loire, France). *Annls Paléont.*, **68** (1) : 15-32.

HEYLER, D., et C. POPLIN, 1990. — Systematics and relationships among the Xenacanthiforms (Pisces, Chondrichthyes) in the light of carboniferous and permian french material. *Acta Musei reginaehradecensis*, S. A. Sci. Nat., **22** (sous presse).

KLAUSEWITZ, W., 1986. — Redescription of *Orthacanthus senckenbergianus* Fritsch. *Proc. Second int. Conf. indo-pacific Fishes* : 125-132.

— 1987. — Der « senckenbergische Uormai » *Orthacanthus senckenbergianus. Natur, Mus.*, **117** (5) : 135-142.

PAQUETTE, Y., 1980. — Le Bassin autunien de l'Aumance, Allier. Sédimentologie (charbon, cinérites). Tectonique syndiagénétique. Thèse 3e cycle, Univ. Dijon. 227 p.

POPLIN, C., et D. HEYLER, 1989. — Évolution et phylogénie des Xénacanthiformes (= Pleuracanthiformes) (Pisces, Chondrichthyes). *Annls Paleont.*, **75** (4) : 187-222.

SCHAEFFER, B., 1981. — The Xenacanth Shark neurocranium, with comments on elasmobranch monophyly. *Bull. Am. Mus. nat. Hist.*, **169** : 1-66.

STAMBERG, S., 1985. — Poissons permocarbonifères de Tchécoslovaquie. *Bull. Soc. Hist. nat. Autun*, **116** : 99-113.

— 1986. — Fish *Spinarichthys dispersus* (Actinopterygii) from the Carboniferous of Bohemia. *Acta Univ. Carol.*, Geol., **2** : 155-169.

TRAQUAIR, R. H., 1877. — The Ganoid Fishes of the British Carboniferous formations. *Palaeontogr. Soc.*, London.

ZANGERL, R., 1981. — Chondrichthyes 1 — Paleozoic Elasmobranchii. *In* : Handbook of Paleoichthyology. (H. P. SCHULTZE ed.) Vol. 3A, Gustav Fischer Verlag : 115 p.

Achevé d'imprimer le 24 novembre 1990.

Le Bulletin du 1er trimestre de l'année 1990 a été diffusé le 2 août 1990.

IMPRIMERIE NATIONALE

0 564 002 5

Recommandations aux auteurs

Les articles doivent être adressés directement au Sécrétariat du *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris. Ils seront accompagnés : de la traduction du titre en anglais, d'un résumé en français et en anglais, de l'adresse du Laboratoire dans lequel le travail a été effectué (en note infrapaginale sur la première page).

Le *texte* doit être dactylographié à double interligne, avec une marge suffisante, recto seulement. Pas de mots en majuscules, pas de soulignages (à l'exception des noms de genres et d'espèces soulignés d'un trait). Il convient de numéroter les *tableaux* et de leur donner un titre ; les tableaux importants et complexes devront être préparés de façon à pouvoir être clichés comme des figures.

La liste des *références bibliographiques*, à la fin de l'article, devra être présentée par ordre alphabétique des noms d'auteurs, chaque référence étant indiquée ainsi : auteur, initiales du (ou des) prénom, date, titre d'article ou d'ouvrage (en entier), revue abrégée selon la *World list of Scientific Periodicals*, tome (souligné), numéro (entre parenthèses), deux points, pagination et illustrations.

Les *dessins et cartes* doivent être réalisés à l'encre de chine. Les *photographies* seront le plus nettes possible et tirées sur papier brillant. Tenir compte de la justification du Bulletin : 14,5 cm × 19 cm. L'auteur devra indiquer l'emplacement des figures dans la marge de son manuscrit. Les légendes seront regroupées à la fin du texte sur un feuillet séparé.

Tirés à part : 50 tirés à part seront fournis gratuitement par article. Les auteurs peuvent éventuellement commander des tirés à part supplémentaires qui leur seront facturés directement par l'imprimeur.

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Collection à périodicité irrégulière. Paraît depuis 1935. A partir de 1950, les Mémoires se subdivisent en quatre séries spécialisées : A, Zoologie ; B, Botanique ; C, Sciences de la Terre ; D, Sciences physico-chimique. (Format in-4°.)

Dernières parutions dans la série C

T. 43 — Recherches océanographiques dans l'Océan Indien. (Entretiens du Muséum, Paris, 20-22 juin 1977.) 1979, 253 p., fig., pl.

T. 44 — Gayet (Mireille). — Contribution à l'étude anatomique et systématique des Poissons Cénomaniens du Liban anciennement placés dans les Acanthoptérygiens. 1980, 151 p., fig., 29 pl.

T. 45 — Lauriat-Rage (Agnès). — Les Bivalves du Redonien (Pliocène atlantique de France). Signification stratigraphique et paléobiogéographique. 1981, 175 p., fig., 16 pl.

T. 46 — Fröhlich (François). — Les silicates dans l'environnement pélagique de l'océan Indien au Cénozoïque. 1981, 208 p., fig., pl.

T. 47 — Loreau (Jean-Paul). — Sédiments argonitiques et leur genèse. 1982, 314 p., fig., pl.

T. 48 — Lauriat-Rage (Agnès). — Les Astaridae (Bivalvia) du Redonien (Pliocène atlantique de France). Systématique, biostratigraphie, biogéographie. 1982, 118 p., fig., 16 pl.

T. 49 — Colloque sur le Turonien. (Entretiens du Muséum, Paris, 26-27 octobre 1981.) 1982, 240 p., 61 fig., 8 tabl., 4 pl.

T. 50 — Rouchy (Jean-Marie). — La genèse des évaporites messiniennes de Méditerranée. 1982, 267 p. 72 fig., 18 pl.

T. 51. — Gayet (Mireille). — *Ramallichthys* Gayet du Cénomanien inférieur marin de Ramallah (Judée). Une introduction aux relations phylogénétiques des Ostariophysi. 1986, 119 p., 53 fig.

T. 52 — Russell (D. E.) et Zhai Ren-Jie. — The paleogene of Asia : Mammals and stratigraphy. 1987, 490 p., 232 cartes, croquis et coupes stratigraphiques.

T. 53. — Russell (D. E.), Santoro (J. P.) et Sigogneau-Russell (D.). — Teeth revisited : Proceedings of the VIIth International Symposium on Dental Morphology. 1988, 470 p., tabl. et illustr.

T. 54. — Véran (M.). — Les éléments accessoires de l'arc hyoïdien des poissons téléostomes (Acanthodiens et Osteichthyens) fossiles et actuels. 1988, 113 p., 38 fig., 6 tabl., 7 pl. phot.

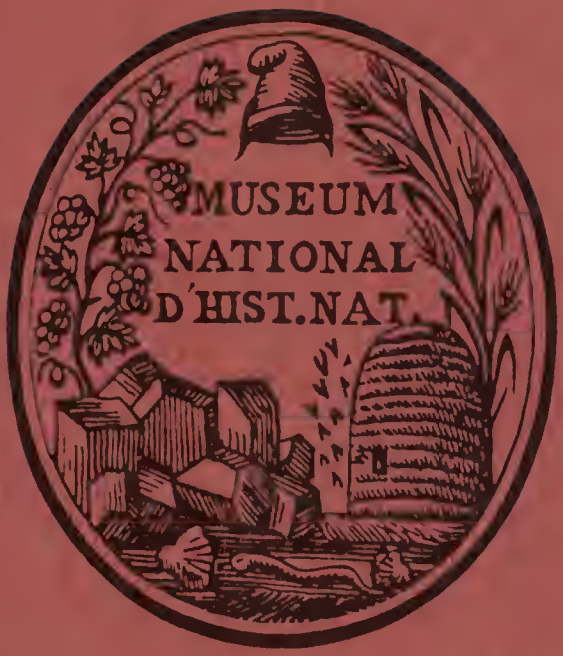
T. 55. — Busson (G.) (Coordonné par). — Évaporites et Hydrocarbures. 1988, 138 p., 50 fig., 5 tabl.

T. 56. — Saint-Martin, J.-P. — Les formations récifales coralliennes du Miocène supérieur d'Algérie et du Maroc. 1990, 366 p., 160 fig., 32 tabl., 10 pl. phot.

Réimpression

T. 10. — Roger (J.). — Buffon. « Les Époques de la nature ». Édition critique. 1988, 495 p. (1er édit., 1962).

Ouvrages disponibles au Service de vente des Publications du Muséum, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris


MUSEUM
NATIONAL
D'HIST.NAT.